

DIE VISUELLE LOKALISATION DER HONIGBIENE
(APIS MELLIFERA) ANHAND EINES
EXPERIMENTELL VARIIERBAREN LANDMARKENPANORAMAS

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

Erlangung der Philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II
DER UNIVERSITÄT ZÜRICH

von

BRIGITTE MAURER
BUNDESREPUBLIK DEUTSCHLAND

1981

begutachtet von den Herren

Prof. Dr. R. Wehner

Zoologisches Institut der Universität Zürich

und

Prof. Dr. F. Ruttner

Institut für Bienenkunde, Universität Frankfurt

ZÜRICH 1980

Copy Corner



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41507218_0022

DIE VISUELLE LOKALISATION DER HONIGBIENE
(APIS MELLIFERA) ANHAND EINES
EXPERIMENTELL VARIIERBAREN LANDMARKENPANORAMAS

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

Erlangung der Philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II
DER UNIVERSITÄT ZÜRICH

von

BRIGITTE MAURER
BUNDESREPUBLIK DEUTSCHLAND

begutachtet von den Herren

Prof. Dr. R. Wehner

Zoologisches Institut der Universität Zürich

und

Prof. Dr. F. Ruttner

Institut für Bienenkunde, Universität Frankfurt

ZÜRICH 1980

Copy Corner



Herrn Prof. Dr.R.Weohner danke ich für die Leitung, Unterstützung und Diskussion der Arbeit und für die Ausführung der Fischaugenaufnahmen, Frau Dr.M.Lehrer für die Beratung in experimentellen Problemen, in Fragen der Statistik und vor allem für ihre immerwährende Bereitschaft zur Diskussion der Ergebnisse, Herrn R.Sulzer und Herrn T.Egloff für die Ausführung der Versuchsapparatur, Herrn Dr.E.Meyer für das Erstellen des Rechenprogrammes, Herrn A.Poltera für die Hilfe bei der Auswertung der Filmaufnahmen, Frau L.Rubin und Herrn S.Strasser für die Hilfe bei der Schreibearbeit des Manuskripts und Frau A.Kerkhoven für ihr engagiertes Bemühen in Stipendienangelegenheiten.

Die Arbeit wurde finanziell unterstützt durch ein Europaratstipendium und Stipendien der Dr.C.Duisburg-Stiftung (BRD), der Steo-Stiftung (Zürich) und der Stiftung Vontobel (Zürich).

INHALTSVERZEICHNIS

SS.

I.	EINLEITUNG	4
II.	MATERIAL UND METHODE	8
1.	Versuchstiere	8
2.	Versuchsapparatur	8
2.1	Aufbau	8
2.2	Lage und Umgebung	10
2.3	Künstliche Nahmarken	11
3.	Dressur und Verhalten der Bienen in der Apparatur	12
4.	Testverfahren	14
5.	Verhalten der Bienen im Test und Protokolliermethode	15
5.1	Suchverhalten	15
5.2	Protokolliermethode	16
6.	Versuchsserien	16
6.1	Serien ohne Nahmarken: Null-Serien	17
6.2	Serien mit Nahmarken, mit Tischdrehung	17
6.3	Serien mit Nahmarken, ohne Tischdrehung	17
7.	Testarten	18
7.1	Lerntests	19
7.2	Null-Tests	20
7.3	Testart RSW	20
7.4	Testart DRP	20
7.5	Testarten RSW-T und DRP-T	20
7.6	Azimutwinkeländerung	20
7.7	Rotation der Markenkongstellatlon	20
7.8	Translation der Markenkongstellatlon	21
7.9	Vertauschung einzelner Nahmarken	21
8.	Filmaufnahmen	21
9.	Auswertung	21
9.1	Gewichtung der Suchreaktionen	22
9.2	Berechnung der relativen Dichte der Suchreaktionen	23
9.3	Definition der betrachteten Bereiche der Testfläche	23

9.4	Auswertung der Testergebnisse	24
9.4.1	Lerntests, Lernkurve und Bestimmung des Lernplateaus	24
9.4.2	Auswertung der einzelnen Testarten	27
9.5	Graphische Darstellung	28
9.6	Auswertung der Filmaufnahmen	30
9.7	Teststatistik	31
III.	ERGEBNISSE	32
1.	Kontrollversuche: Dressuren ohne Nahmarken	32
2.	Massgebende Parameter bei der Nahmarkenorientierung	34
2.1	Erlernen der Mitte zwischen konzentrisch angeordneten, gleich grossen Zylindern von wechselnder Anzahl	34
2.1.1	Das Erlernen der Dressurkonstellation	34
2.1.2	Die Bedeutung von Markengrösse und Distanz	38
a)	Vergrösserung des Turmkreises	38
b)	Vergrösserung eines Teils des Turmkreises	50
c)	Veränderung des vertikalen und des horizontalen Sehwinkels	58
2.1.3	Der Einfluss der Reduktion der Markenanzahl	63
2.2	Erlernen der Mitte zwischen vier Zylindern von unterschiedlicher Grösse	64
2.2.1	Dressur auf Zylinder gleicher Sehwinkel, aber unterschiedlicher Grösse und Entfernung	64
a)	Ungleiche Bewertung der verschiedenen Zylinder	64
b)	Die Rolle des Azimutwinkels	70
c)	Die Rolle des Sehwinkels bei der Distanzmessung	72
2.2.2	Dressur auf Zylinder gleicher Entfernung, aber unterschiedlicher Grösse und Sehwinkel	77
3.	Der Einfluss von Landmarken aus der Umgebung der Apparatur	83
3.1	Vergleiche zweier gleicher Dressuren unter und ohne Ausschluss der Umgebungsmarken	84
3.1.1	Dressur mit vier gleichen Zylindern	84
3.1.2	Dressur mit vier verschiedenen Zylindern	92
3.2	Variation der räumlichen Beziehung zwischen Nah- und Fernmarken	94
3.2.1	Rotation der Nahmarkenkonfiguration um 45°	94
3.2.2	Rotation der Nahmarkenkonfiguration um 180° und Vertauschung einzelner Zylinder	96

3.2.3	Translation der Nahmarkenkonfiguration	101
3.2.4	Dressur mit einem einzelnen Zylinder	105
4.	Untersuchungen der Flugbahn	108
4.1	Suchelemente	109
4.2	Abhängigkeit der Flugbahn von der Nahmarken- konstellation	112
4.2.1	Räumliche Verteilung der Suchelemente	112
4.2.2	Unterschiedliche Häufigkeit der verschiedenen Suchelemente bei verschiedenen Testarten	114
4.3	Räumliche Beziehung zwischen Körperachse und Flugbahn	116
IV.	DISKUSSION	122
1.	Distanzmessung	122
2.	Position und gegenseitiger Abstand der Marken	126
3.	Die unterschiedliche Bewertung der einzelnen Teile des Panoramas	130
	ZUSAMMENFASSUNG	140
	LITERATURVERZEICHNIS	142

I. EINLEITUNG

Die erstaunliche Sicherheit, mit der soziale und solitär lebende Hymenopteren zu ihrem oft versteckt liegenden Nest zurückkehren oder mit der sie eine einmal entdeckte Futterquelle wiederfinden, fasziniert immer wieder. Diese Leistung regte bereits im letzten Jahrhundert zu sorgfältigen Beobachtungen an, aus denen eine ganze Reihe der ausführlichsten Beschreibungen hervorgingen. Während FABRE (1879) den heimwertsuchenden Insekten einen "Richtungssinn" zuschrieb und BETHE (1898, 1902) die Fähigkeit der Honigbienen, das Nest wiederzufinden, mit einer "unbekannten Kraft" erklärte, kamen BUTTEL-REEPEN (1900), FOREL (1901) und später WOLF (1926, 1928), BECKER (1958), LEWTSCHENKO (1959) und UCHIDA und KUWABARA (1951) zu dem Schluss, dass die Bienen die Lage des Zieles auf optischem Wege ermitteln, indem sie die räumliche Beziehung zwischen diesem und den Landmarken der Umgebung erlernen. Versuche mit solitären Bienenarten (FERTON 1923, RAU 1929) und mit verschiedenen Wespenarten (MARCHAND 1900, TINBERGEN 1932, MOLITOR 1933, BAERENDS 1941, FREISLING 1943, HUESING 1955) liessen vermuten, dass sich auch diese Hymenopteren bei der Lokalisationsleistung visueller Reize bedienen. Dabei erwiesen sich nicht nur die Landmarken der näheren Nestumgebung als bekannt. Die Heimkehr einzelner Individuen liess auf eine Geländemarkenkenntnis im ganzen mehr oder weniger ausgedehnten Jagdrevier schliessen.

Die Frage nach den visuellen Merkmalen, die die Reizwirksamkeit der Orientierungsmarken bestimmen, lag nun auf der Hand.

Als bevorzugte Anhaltspunkte unterwegs und am Ziel werden

solche Marken genannt, die sich durch ihre besondere Grösse, ihre isolierte Stellung oder durch Helligkeitskontrast von der Umgebung abheben, z.B. vereinzelt stehende Bäume, ein dunkler Waldrand, ein glitzernder Fluss, o.ä..

Durch systematische Variation der Nahmarken am Nest des Bienenwolfes Philanthus triangulum konnten TINBERGEN und KRUYT (1938) und BAERENDS (1941) zeigen, dass plastische, sich über den Boden erhebende Formen weit wirkungsvollere Marken darstellen als flächenhafte Gebilde. VAN BEUSEKOM (1948) untersuchte die Rolle von Teilelementen eines Nahmarkenkomplexes im Vergleich zu derjenigen der gesamthaften Anordnung. Diese Fragestellung war von den Ideen der Gestalttheorie geprägt, nach welcher eine Gesamtgestalt eine höhere Einheit bildet und nicht aus der Summe ihrer Teile erklärt werden kann (VON EHRENFELS 1890). In seinen Versuchen konnte VAN BEUSEKOM bestätigen, dass der Bienenwolf einen Markenkreis um den Nesteingang nicht von einem anderen unterscheidet, solange nur einzelne Elemente und nicht die Gesamtkonstellation verändert werden.

Die erhöhte Reizwirksamkeit bestimmter Formen der Horizontlinie bei der Orientierung am Nest beschrieb VAN IERSEL (1975) für die Grabwespe Bembix rostrata. Zacken und tiefe Einschnitte des Horizontpanoramas werden von diesem Insekt bevorzugt als Richtungsgeber verwendet. Eine Spontanwahl bestimmter Horizontmerkmale zur Einstellung der Flugrichtung wurde auch bei anderen Insekten beobachtet: Maikäfer fliegen vom Schlüpfort zu ihren Fressplätzen in der Richtung, in welcher die Horizontsilhouette die höchste Erhebung bei einer bestimmten seitlichen Ausdehnung aufweist (SCHNEIDER 1952, COUTURIER und ROBERT 1951). Dagegen fliegen Drohnen auf dem Weg zu ihren Sammelplätzen bevorzugt auf Einsenkungen der nahen oder fernen Horizontlinie zu (RUTNER und RUTNER 1966).

Obwohl die Orientierung an Landmarken schon früh und unter den verschiedensten Aspekten untersucht wurde, entstanden doch zur Frage der Lokalisation des Zielortes erst in den letzten Jahren Modelle, die die an dieser Leistung beteiligten Parameter beschreiben und sie als quantitativ messbare Grössen in ein sie alle beinhalten- des System zu integrieren versuchen. Ein solches Modell wurde von ANDERSON (1977) entworfen. Es zeigt, dass vorrangig die räumliche Gesamtverteilung der Landmarken verwertet wird, wobei deren individuelle Form und Grösse von untergeordneter Bedeutung sein sollen. Demgegenüber ist gerade die Kenntnis von Form, Grösse und exakter gegenseitiger Lagebeziehung der Orientierungsmarken eine wichtige Voraussetzung im Modell von COLLETT und LAND (1975b).

Für eine andere visuelle Leistung, nämlich die Musterunterscheidung, entstanden jedoch schon früher Untersuchungen, die die Beteiligung bestimmter messbarer Parameter an dieser Leistung beschreiben. Quantitative Merkmale wie Konturenlänge (HERTZ 1933), Konturenlänge pro Flächeneinheit (HERTZ 1929, 1931, ZERRHAHN 1933, WOLF 1933, 1935, LEHRER 1977), Spitzenwinkel (SCHNETTER 1968), Fläche (WEHNER 1972b, CRUSE 1974), Sehwinkelgrösse (FLATT 1976) wurden als für die Biene erlernbare Musterparameter postuliert.

Die Musterunterscheidung betrifft jedoch das Wiedererkennen einer zweidimensionalen Helligkeits- oder Farbverteilung und kann mit einem optischen Fixationsvorgang verbunden sein (WEHNER und FLATT 1977). Die Musterunterscheidung wurde immer am Ziel untersucht, d.h. nachdem die Lokalisationsleistung bereits stattgefunden hatte. Diese aber muss mit Hilfe vieler unterschiedlicher Geländemarken erfolgen, deren Grösse und dreidimensionale gegensei-

tige Lagebeziehung aus der Sicht des fliegenden Insekts ständig variieren. Es lassen sich dann jeweils nur für einen bestimmten Aufenthaltsort qualitative und quantitative Parameter des im Moment wahrgenommenen Panoramas angeben. An diesem bestimmten Aufenthaltsort könnte das Panorama als Muster betrachtet und anhand der bei der Musterunterscheidung definierten Parameter beschrieben werden. Jedoch bildet erst der Vergleich aller während des Fluges entstehenden Bilder untereinander und deren Vergleich mit dem Panorama-bild am Sollpunkt die Voraussetzung für eine richtige Flugsteuerung, die das Tier zum Ziel führt.

Die vorliegende Arbeit soll einen Beitrag zur Frage nach der Bewertung der visuellen Umwelt bei der Lokalisation eines Zielpunktes leisten. Es wird versucht, die Möglichkeit einer Bewertung der optischen Marken aufgrund ihrer spezifischen Parameter mit der Möglichkeit einer Bewertung aufgrund einer Anzahl herausgefilterter, weniger spezifischer visueller Reize im Sinne einer Generalisation zu vergleichen. Im einzelnen wird sowohl die Bedeutung der Gesamtverteilung naher Umgebungsmarken untersucht als auch einige ihrer quantitativen Parameter. Weiterhin soll die Beziehung zwischen nahen und fernen Landmarken und Schliesslich die Abhängigkeit der Flugbahn von der Nahmarkenanordnung betrachtet werden.

II. MATERIAL UND METHODE

1. Versuchstiere

Die Experimente wurden mit den am Zoologischen Institut der Universität Zürich gehaltenen Bienen (*Apis mellifera mellifera*) in den Sommern 1977-79 durchgeführt. Während der methodischen Vorversuche 1977 und der Hauptversuche 1978 stand die Versuchsanordnung etwa 30m vom Bienenhaus entfernt im Freien. Im Sommer 1979 wurde sie in einen benachbarten, 200m entfernten Garten übersiedelt. Zur Abkürzung des Flugweges wurde ein kleiner Bienenstock ca. 60m davon entfernt aufgestellt. Damit war weiterhin ein rascher Versuchsablauf gewährt. Die Sammelbienen wurden zunächst an eine ständige, 2-3m von der Apparatur entfernte Dauerfütterstelle gelockt, wo sie während der ganzen Versuchsperiode Zuckerwasser in einer der Jahreszeit angepassten Konzentration erhielten (vgl. LEHRER-ROSENBAUM 1980). Dort konnten dann einzelne Bienen zur Dressur ausgewählt und individuell gekennzeichnet werden.

2. Versuchsanordnung

2.1 Aufbau

Die Versuchsanordnung besteht aus einem runden Tisch, dessen Platte drehbar auf einem sechsbeinigen Untergestell von 80 cm Höhe gelagert ist (vgl. Abb. 1). Die Tischfläche besitzt einen Durchmesser von 2 m und ist von einem 5,5 cm hohen, mit weissen Kunstharzplatten verkleideten Rand umgeben. Die Tischinnenfläche bedecken auswechselbare matte weiße Plexiglasplättchen von 10cm x 10cm Kantenlänge (Remissionsspektrum siehe Abb. 3), in deren Mitte und an jeder Ecke

sich ein rundes, weisses, mit Buchstabe und Zahl versehenes Etikett (Durchmesser 1 cm) befindet. Damit entsteht über dem Tisch ein Messnetz von 5 cm Maschenweite.

Mit Hilfe einer 2,5 mm dicken Injektionsnadel, die eines der Plättchen in dessen Mitte durchsticht, wird den Bienen Saccharoselösung angeboten. Die Nadel führt die Futterlösung mit Hilfe eines dochtartig wirkenden Wollfadens aus einem an der Unterseite hängenden Gefäss an die Tischoberseite. Dort ragt die abgeschrägte Nadelspitze kaum 3 mm über die Oberfläche und wird von der fliegenden Biene nicht bemerkt.

Die Tischfläche kann aus vier Quadranten zusammengesetzt gedacht werden (Abb. 2). Die Belohnung wird auf einem dieser Quadranten, in einer Entfernung von 51 cm vom Tischrand, geboten. Dieser Quadrant wird im folgenden mit "Dressurregion" bezeichnet. In den restlichen drei Quadranten werden abwechselungsweise Tests durchgeführt; sie seien daher "Testregionen" genannt. Durch Drehen der Tischplatte können Dressur- und Testregionen in bestimmte Raumausrichtungen gebracht werden.

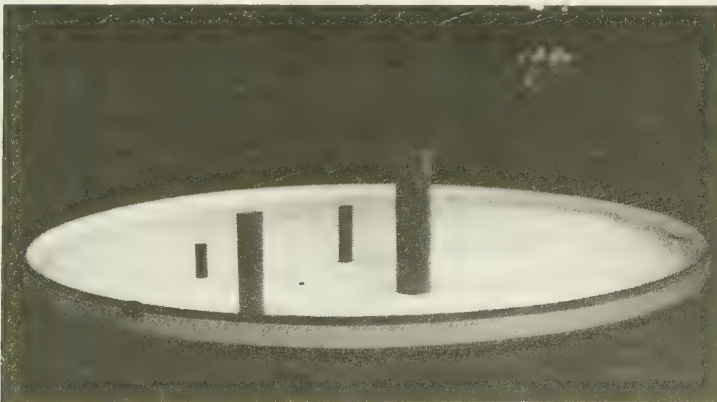


Abb. 1: Uebersichtsaufnahme der Tischplatte der Versuchs-Apparatur. Zwischen den 4 Zylindern sind die saugenden Bienen zu erkennen, dahinter die Platte zur Abdeckung der Dressurregion im Test.

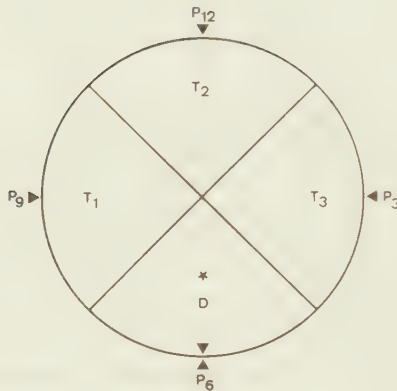


Abb. 2: Schematischer Grundriss der Tischfläche. Dressur-region (D) mit der Futterstelle (*) und Testregionen T_1 - T_3 . Die Trennlinien zwischen den vier Quadranten sind Arbeitsgrenzen und auf der Tischplatte nicht markiert. $P_{3,6,9,12}$: Positionsmarken zur Kontrolle der Ausrichtung der Dressurregion.

Die Stellung der drehbaren Platte wird durch eine zwölfteilige, am Untergestell angebrachte Scala (1 - 12) kontrolliert. Die Ausrichtung der Dressurregion wird als deren Position (P_{1-12}) bezeichnet (Abb. 2).

2.2 Lage und Umgebung

Während der Versuche in den Sommern 1977 und 1978 stand die Apparatur im Garten des alten Zoologischen Institutes (Universität Zentrum). Dort wurde sie zu bestimmten Zeiten vom Institutsgebäude vollständig, zu anderen Zeiten von den gegenüberliegenden Bäumen teilweise beschattet. Im Sommer 1979

entstand ausser in den frühen Morgen- und späten Nachmittagstunden eine weitgehende Beschattung durch das dichte Laubwerk einer Linde. Während der restlichen Zeit diente der Beschattung der Tischfläche ein grosser Sonnenschirm. Das Verhalten der Bienen änderte sich damit in keiner Weise.

2.3 Künstliche Nahmarken

Als Orientierungshilfe beim Auffinden des Belohnungsortes auf der homogenen Tischplatte dienen den Bienen mit dunkelblauem Papier (Color VU 129, Remissionsspektrum siehe Abb. 3) verkleidete zylinderförmige Messingrohre ("Türme") verschiedener Höhe und Breite. Aus der Perspektive am Futterplatz stellen die Türme, im Gegensatz zu den natürlichen Landmarken der Umgebung ("Fernmarken"), Nahmarken dar. Die Auswahl der einzelnen Türme und ihre Stellung werden bei der Beschreibung der einzelnen Experimente genannt (III.2. und 3.). Die verwendeten Türme sind in Tabelle 1 aufgeführt.

Grösse [cm]	verwendete Bezeichnung	Abkürzung
3 x 12	"Miniturm"	MI
4 x 16	Kleiner Turm	KT
6 x 24	Mittlerer Turm	MT
9 x 36	"Riesenturm"	RT
4 x 36	Schmaler Turm	ST
9 x 16	Breiter Turm	BT

Tabelle 1: Bezeichnung und Grösse der künstlichen Landmarken.

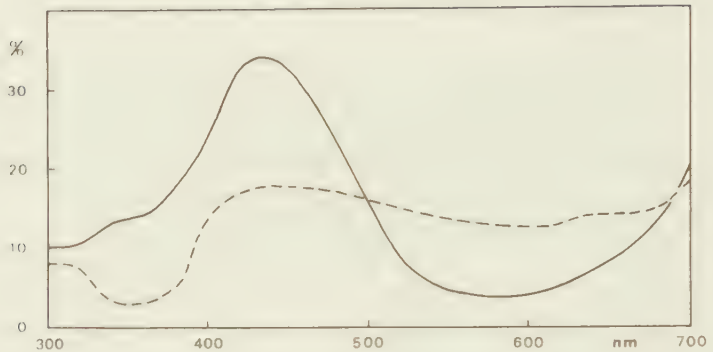


Abb. 3: Remissionsspektrum des blauen Farbpapiers der Turmverkleidung (ausgezogene Kurve) und des Plexiglasmaterials des Tischbelages (gestrichelte Kurve). Gemessen mit dem Spektralphotometer ZEISS PMQ II (Standardremissionswert von Bariumsulfat).

3. Dressur und Verhalten der Bienen in der Apparatur

Die Dressur erfolgte jeweils auf eine bestimmte Anordnung der Nahmarken, die immer innerhalb des Dressurquadranten standen. Dazu wurden an der Dauerfutterstelle möglichst junge Tiere ausgesucht, die an ihrem weichen, noch unverbrauchten Haarkleid erkennbar sind. Die Verwendung junger Individuen ist vorteilhaft, weil damit lange Versuchsreihen nicht wegen Ausfällen der Sammelbienen abgebrochen werden müssen. Die ausgewählte und sogleich markierte Biene wurde an die Futterquelle gesetzt, wo sie das Saugen an dem Faden in der Kapillare erlernte. Zu diesem Zeitpunkt standen die Türme der entsprechenden Dressur bereits auf der Dressurfläche. Ihre künstliche Versetzung beantwortete die Biene beim Wegflug mit einem sich spiralförmig nach oben schraubenden Orientierungsflug.

Die Zuckerkonzentration an der Apparatur war gegenüber der der Futterstelle nebenan erhöht. Deshalb versuchte die zurückkehrende Biene die Nadel auf dem Tisch wiederzufinden. Diese Aufgabe erwies sich für alle Bienen anfangs als sehr schwierig, weshalb das Künstliche Ansetzen an die Nadel mehrmals wiederholt werden musste. Das erste selbständige Auffinden der Nadel (belohnter Besuch) wurde als erster Lernakt gerechnet. Diesem und den darauffolgenden Besuchen der Futterquelle gingen 3-4 Minuten dauernde Suchflüge voran, die sich dann mit zunehmender Anflugzahl verkürzten, bis schliesslich ein fast geradliniger Flug zum Ziel führte.

Während der gesamten Versuchszeit wurde streng darauf geachtet, dass die Zuckerkonzentration so niedrig blieb, dass kein Sterzeln und auch nicht das Entblößen der Duftdrüse erfolgte. Um die dennoch schon durch blosser Berührung entstandenen Duftspuren zu vermeiden, wurde nach jedem Anflug das Plättchen, in dessen Mitte sich die Nadel befand, ausgewechselt und die Dressurregion in regelmässigen Abständen mit Alkohol (Aethanol 70 %) abgewischt. Als zusätzliche Massnahme diente das Auswechseln des Belages des gesamten Quadranten und die Reinigung der darunter liegenden Fläche.

In einem Teil der Dressuren (III.2.1 und 3.1.2) wurde die Tischplatte mit der Zylinderanordnung nach jedem Lernakt in eine neue Stellung gedreht, so dass die Nahmarken immer vor einem veränderten Hintergrund erschienen und dabei nicht mit den umstehenden Landmarken assoziiert werden konnten. Für jede Dressur auf eine bestimmte Zylinderanordnung wurden neue Bienen (2 - 4) angelernt.

4. Testverfahren

Bei den Tests blieb die Belohnung aus, womit die Bienen auch nach dem Auffinden der richtigen Stelle zu einer fortgesetzten Suche veranlasst waren. Die Tests wurden jeweils abwechselungsweise auf einem der drei Quadranten (vgl. Abb. 2), die nicht der Dressur vorbehalten waren, ausgeführt. Die Dressurregion bedeckte währenddessen eine 55cm x 105cm messende Plexiglasplatte aus dem Material des Tischbelages (siehe Abb. 1).

Mit der Reizkonstellation in den Tests sollten verschiedene Fragestellungen untersucht werden: Eine Testsituation, die der der Dressur entsprach, diente der Ueberprüfung des Lernerfolgs (Lerntest). Je nach Fragestellung wurden auch Varianten dieser Anordnung geboten. Die räumliche Lage des Tischquadranten, der beim Test verwendet wurde, entsprach der Lage des Dressurquadranten beim letzten Besuch der Testbiene.

Ein ungestörtes Verfolgen des Testfluges ist nur möglich, wenn sich nur eine einzige Biene auf dem Tisch befindet. Daher wurden alle Bienen ausser der zu testenden vor dem Test abgefangen. Das Abfangen hat keinen Einfluss auf den bisherigen Lernerfolg der Biene. Dennoch kann es ihre Motivation beeinträchtigen, was sich durch längeres Ausbleiben bemerkbar macht. Im Frühsommer ist die Konkurrenz des reichen Blütenangebotes so gross, dass sich die Bienen nach einer solchen Unterbrechung eine andere Futterquelle suchen und den Experimenten ganz fernbleiben. Bis ca. Mitte Juli konnte daher nur mit zwei Tieren gearbeitet werden. Der Test der einen Biene erfolgte dann während des Heimfluges der anderen Biene, und das Abfangen war überflüssig.

Um eine Adressur zu verhindern, wurde mit den ersten Tests erst nach 15 - 20 Lernflügen begonnen. Sie erfolgten dann alle 8 - 10, später nach 3 - 5 belohnten Besuchen. Die Testdauer richtete sich nach der Motivation der Biene: Sobald sie 3 - 4 mal kurz nacheinander die Apparatur verlassen hatte (sonst nach maximal 4 Minuten Gesamttestzeit), wurde der Test beendet und die Belohnung wieder geboten.

5. Verhalten der Bienen im Test und Protokollieremethode

5.1 Suchverhalten

Während ihrer Suche nach der Futterquelle beschreiben die Bienen in 3 - 5 cm Höhe über der Tischfläche Flug-schleifen, die anhand der Numerierung des Etiketten-rasters (vgl. 2.1) verfolgt werden können. Dabei zeigen die Bienen charakteristische Suchreaktionen: Sie haben gelernt, dass sich die Nadel an einem der aufgeklebten weissen Märkchen auf der Tischfläche befindet. Daher nähern sie sich denjenigen Etiketten, an deren Stelle sie die Nadel vermuten. Dies geschieht in unterschiedlicher Weise. Entsprechend ihrer Intensität können diese Suchreaktionen in drei Gruppen eingeteilt werden:

"Tipper": Dabei wird das Etikett ohne Unterbrechung des Fluges kurz mit den Beinen berührt (angetippt).

"Sitzer": Bei dieser Reaktion lässt sich die Biene auf dem Etikett nieder und unterbricht den Flug für einen kurzen Augenblick.

"Wendung": Hier erniedrigt die Biene ihre Flughöhe, wendet sich der Etikette zu und verringert ihre Flugeschwindigkeit manchmal bis zu einem kurzen Stillstand in der Luft. Die Fortsetzung der Flugbahn weist dann meist

eine Richtungsänderung auf.

Tipper treten am häufigsten auf ($64.8\% \pm 15.2\%$), Wendungen kommen weniger oft vor ($32.8\% \pm 14.9\%$), und Sitzler wurden nur vereinzelt protokolliert ($2.4\% \pm 2.9\%$, für alle Berechnungen ist $n=3508$).

5.2 Protokolliermethode

Die Etikettennummern, auf die Suchreaktionen (vgl. 5.1) entfielen, wurden der Reihe nach auf ein Taschendiktiergerät gesprochen. Anhand der Tonbänder konnten dann die Suchreaktionen der Bienen je Test in einen vorgefertigten Plan (Testblatt) des entsprechenden Tischquadranten unter Berücksichtigung der Art der Reaktion (Tipper, Sitzler, Wendung) eingetragen und ausgezählt werden. Diesem Plan sind ausser den Suchreaktionen die Nummer der getesteten Biene, die Anzahl vorangegangener Lernakte, das Datum, die Tageszeit, die Wetter- und Windverhältnisse, die Seriennummer (siehe 6.) und die Testart (siehe 7.) zu entnehmen.

6. Versuchsserien

Eine Dressur (vgl. 3.) mit den dazugehörigen Tests (vgl. 4) wird im folgenden "Versuchsserie" genannt. Die Benennung der Versuchsserien richtet sich nach der Reizkonstellation während der Dressur. Die bei der Bezeichnung der Serien zu Beginn aufgeführte Zahl bezieht sich auf die Anzahl der verwendeten Türme. Dieser Zahl folgt gegebenenfalls eine nähere Bezeichnung.

6.1. Serien ohne Nahmarken: Null-Serien

Bei diesen Serien wurden keine Türme geboten und der Tisch während der Dressur nicht gedreht. Ein Hinweis auf die Lage der Belohnung könnte allein in der Tischgeometrie und/oder in den Umgebungsmarken (Fernmarken) liegen.

6.2. Serien mit Nahmarken, mit Tischdrehung

In den Serien 2,3,4 und 8 (Tab. 2) wurde der Tisch nach jedem Lernakt in eine neue Stellung gedreht. Den Serien entsprechen 2,3,4 und 8 gleich grosse, symmetrisch angeordnete Türme des Typs KT (vgl. Tab. 1). Sie umgeben die Nadel in einem Abstand von 20 cm. Hierher gehört auch Serie 4SWD (= Sehwinkeldifferent, siehe 7.), bei der die vier Türme unterschiedliche Grössen besitzen, aber im selben Abstand von 30 cm symmetrisch um die Nadel angeordnet sind. Die Grössen der jeweils verwendeten Türme sind in Tabelle 2 aufgeführt.

6.3 Serien mit Nahmarken, ohne Tischdrehung

Bei diesen Serien wurde der Tisch immer in derselben Position belassen. Hierher gehören die Serien 4/P₆ (= 4Türme in Position 6), 4KMR/P₆ (= 4 Türme: Kleiner-, Mittlerer-, Riesenturm in Position 6), und 4SWD/P₁₂ (in Position 12), bei welchen jeweils vier Türme geboten wurden.

Die Serien 4/P₆ und 4SWD/P₁₂ besitzen dieselben Anordnungen wie Serie 4 bzw. 4SWD (vgl. 6.2). In Serie 4KMR/P₆ haben die symmetrisch angeordneten, verschieden grossen Türme unterschiedliche Abstände von der Nadel (vgl. Tab.2).

Serien- bezeichnung	Turman- zahl	Kurz- bezeich- nung der Türme (vgl.2.3)	Abstand von der Nadel [cm]	Sehwinkel* (siehe II.7) vert. horiz. [°] [°]		Azimetwinkel zwischen den Türmen (siehe II.7) [°]
S 0						
S 2	2	KT	20	42	11	180
S 3	3	KT	20	42	11	120
S 4 u. 4/P ₆	4	KT	20	42	11	90
S 8	8	KT	20	42	11	45
S 4SWD u.	4	RT	30	55	18	
S 4SWD/P ₁₂		MT	30	42	11	90
		KT	30	30	8	90
		MI	30	18	6	90
S 4KMR/P ₆	4	RT	45	41	11	
		MT	30	42	11	90
		2 KT	20	42	11	90

Tabelle 2: Die durchgeführten Serien

- * Für die Berechnung des vertikalen Sehwinkels wurde der Abstand von der Nadel bis zur Vorderkante des Zylinders gemessen, für die Berechnung des horizontalen Sehwinkels bis zur Turmmitte.

7. Testarten

Innerhalb der Versuchsserien wurden in den Tests neben der Dressurkonfiguration auch Variationen derselben geboten (vgl. 4). Konfigurationsidentische Einzeltests, die auf die gleiche Dressur folgen, werden als "Testart" bezeichnet. Einem Teil der Testarten liegt ein bestimmtes Anordnungsprinzip zugrunde. Dieses Prinzip kann in den Tests mehrerer Serien verwirklicht werden.

Die vorgenommenen Variationen der Türme bezüglich Entfernung, Seh- und Azimutwinkel (siehe unten) beziehen sich auf den Sollpunkt (Belohnungsort) der Dressursituation. Im folgenden wird dieser Punkt in der Testsituation "Dressursollpunkt" genannt. Je nach Testmarkenordnung liegt dieser Punkt nicht in dem Bereich, in dem die Bienen suchen.

Der Sehwinkel eines Objekts (hier eines Turmes) bezeichnet dessen Grösse in Grad wie sie dem Beobachter an seinem momentanen Standort erscheint.

Der Azimutwinkel ist der Winkel, den die Verbindungslinien vom Sollpunkt der Dressuranordnung, bzw. von einem anderen speziell bezeichneten Punkt zu je zwei benachbarten Türmen einschliessen (vgl. Abb. 4). Durch diesen Winkel wird ein bestimmter Abstand auf der Retina der Biene festgelegt, unter dem die beiden Türme A und B erscheinen.

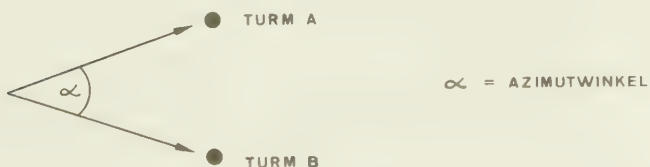


Abb. 4: Definition des Azimutwinkels

7.1 Lerntests (Dressurtests)

Bei diesen Tests entsprach die Markenkonstellation der bei der Dressur gebotenen. Sie wurden während der Lernphase (siehe 9.4.1) und in der anschliessenden Testphase immer wieder ausgeführt.

7.2 Null-Tests

Bei dieser Testart waren nach Dressur mit Türmen im Test alle Türme entfernt. Null-Tests wurden in allen Serien ohne Tischrotation durchgeführt.

7.3 Testart RSW (Riesenturm dressursehinkelgleich)

Bei dieser Testart wurden die Türme unter Beibehaltung der räumlichen Ausrichtung durch grössere ("Riesentürme") ersetzt. Diese standen gleichzeitig in grösserem Abstand von der Nadel.

7.4 Testart DRP (Dressurtürme in Riesenturmposition)

In dieser Testart entsprachen die Türme jenen, die bei der Dressur verwendet worden waren. Dabei standen sie jedoch bei gleicher Ausrichtung in einem grösseren Abstand - demselben wie bei der Art RSW - vom Belohnungsort entfernt, erschienen im Test vom Belohnungspunkt aus also unter kleineren Seh winkeln.

7.5 Testarten RSW-T und DRP-T

In diesen Tests wurde nur ein Teil (T) der Türme wie bei Testart RSW bzw. DRP variiert. Die restlichen Türme behielten die Dressurkonfiguration.

7.6 Azimutwinkeländerung

Bei diesen Tests (AZV) entstand durch Zusammenrücken einzelner Türme - bei gleichbleibender Entfernung - eine Veränderung der räumlichen Ausrichtung gegenüber dem Sollpunkt.

7.7 Rotation der Markenkonstellation

Bei diesen Tests blieb die Konstellation der Dressur erhalten, wurde aber um einen bestimmten Winkel um den Sollpunkt gedreht.

7.8 Translation der Markenkonstellation

Ohne Rotation gegenüber der Umgebung wurde bei dieser Testart die Turmkonstellation auf dem Tisch versetzt, womit sie eine neue räumliche Beziehung zur Umgebung erhielt.

7.9 Vertauschung einzelner Nahmarken

Bei dieser Testart wurden einzelne, verschieden grosse Türme gegenüber der Dressur gegeneinander ausgetauscht.

8. Filmaufnahmen

Während einzelner Tests wurde der Suchflug der Bienen in Aufsicht auf die Tischfläche gefilmt. Die Kamera (Nicon super-8, Objektiv:ciné-Nikkor makro zoom, $f = 7.5\text{mm}$) befand sich dabei in ca. 1,5 m Höhe über dem Sollpunkt, so dass ein Ausschnitt von etwa 64 cm x 86 cm erfasst wurde. Die Aufzeichnung erfolgte mit 18 bzw. 24 Bildern/sec.

9. Auswertung

Das Ziel der Tests ist es, eine möglichst genaue Information über Lage und Ausdehnung des Bereiches zu erhalten, in dem die Bienen die Belohnung in Relation zu den Orientierungsmarken vermuten. In diesem Bereich sind die höchste Flugdichte und gleichzeitig die häufigsten und intensivsten Suchreaktionen (vgl. 5.1) zu erwarten. Folgende Aufgaben stellen sich demnach bei der Auswertung der Testergebnisse:

1. Das Suchverhalten der Bienen soll quantifiziert werden. Das Kriterium für die Lokalisationsleistung der Bienen soll sowohl die Intensität als auch die Häufigkeit der Suchreaktionen berücksichtigen.
2. Anhand dieses Kriteriums soll bestimmt werden können:
 - a) Der Zeitpunkt, zu dem die Bienen ihre maximale Lernleistung erreicht haben.
 - b) Welche Bereiche des Etikettenrasters bei verschiedenen Turmanordnungen von den Bienen bevorzugt werden.

9.1 Gewichtung der Suchreaktionen

Die in 5.1 beschriebenen Suchreaktionen wurden ihrer Intensität entsprechend gewichtet: Die am häufigsten vorkommenden Reaktionen (Tipper) wurden mit zwei Punkten bewertet. Sitzler, die die Intention der Bienen noch deutlicher zum Ausdruck bringen, erhielten drei Punkte (siehe unten), und der schwächsten Reaktion, der Wendung, wurde ein Punkt zugeordnet.

So ergibt sich durch Wichtung folgender Summenwert N für jeden Test:

$$N = 3 \sum \text{Sitzler} + 2 \sum \text{Tipper} + \sum \text{Wendungen} \quad (\text{I})$$

Bei einem Teil der Experimente wurden jedoch auch Sitzler beobachtet, die weniger gezielt erfolgten: Bei relativ niedriger Temperatur zeigten einzelne Bienen die Tendenz, sich öfters kurzzeitig auf einem Etikett niederzulassen, was definitionsgemäss als Sitzler protokolliert wurde. Um die Ueberbewertung solcher Sitzler zu vermeiden, erhielten sie nur zwei Punkte, womit:

$$N = 2 \sum \text{Sitzler} + 2 \sum \text{Tipper} + \sum \text{Wendungen} \quad (\text{II})$$

Ein stichprobenweiser Vergleich zwischen den nach I und den nach II berechneten relativen Dichten (siehe 9.2) ergab keine signifikanten Unterschiede.

9.2 Berechnung der relativen Dichte der Suchreaktionen

Die relative Dichte der Suchreaktionen berechnet sich unter gleichzeitiger Berücksichtigung von deren Häufigkeit und Intensität. Die Bewertung unterschiedlicher Intensitäten wurde in 9.1 beschrieben. Die Häufigkeit der Suchreaktionen wird auf einen bestimmten Bereich der Testfläche bezogen, z.B. auf ein "Feld" (ein 5 cm x 5 cm grosser Bereich, der in seiner Mitte durch ein Etikett bezeichnet ist, vgl. 2.1), oder auf grössere, mehrere Felder umfassende "Areale". Die relative Dichte (d_i) der Suchreaktionen im betrachteten Bereich (Feld oder Areal) ist der relative Anteil der gewichteten Suchreaktionen in diesem Bereich am Total der im betreffenden Test erfolgten gewichteten Suchreaktionen. Sie wird in Prozentzahlen angegeben und berechnet sich nach:

$$d_i = 100 \frac{N_i}{N_t} \quad [\%]$$

wobei d_i = relative Dichte der gewichteten Suchreaktionen im betrachteten Bereich der Testfläche, N_i = gewichtete Suchreaktionen in diesem Bereich, N_t = Gesamtzahl der gewichteten Suchreaktionen des Tests.

9.3 Definition der betrachteten Bereiche der Testfläche

Das am Sollpunkt liegende Feld F wurde in allen Versuchen betrachtet. Die Reaktionsdichten, die sich auf dieses Feld beziehen, werden im folgenden als d_F bezeichnet. Die Areale wurden der jeweiligen Fragestellung entsprechend unterschiedlich definiert. Das aus 9 Feldern bestehende Areal, in dessen Mitte im Lerntest der Sollpunkt bzw. in den anderen Testarten der Dressursollpunkt (vgl. 7.) liegt, wird mit Q bezeichnet. Seine Ausdehnung und Lage ist neben zwei weiteren betrachteten Arealen - GQ (aus 25 Feldern mit dem Dressursollpunkt in der Mitte) und K (aus 4 Arealen zu je

9 Feldern zusammengesetzt, welche kreuzförmig das Areal Q umgeben) - in Abb. 5 wiedergegeben. Die Reaktionsdichte, die sich auf ein Areal bezieht, wird mit d_i (unter Verwendung der Arealbezeichnung als Index, z.B. $i = Q$ oder K) angegeben.

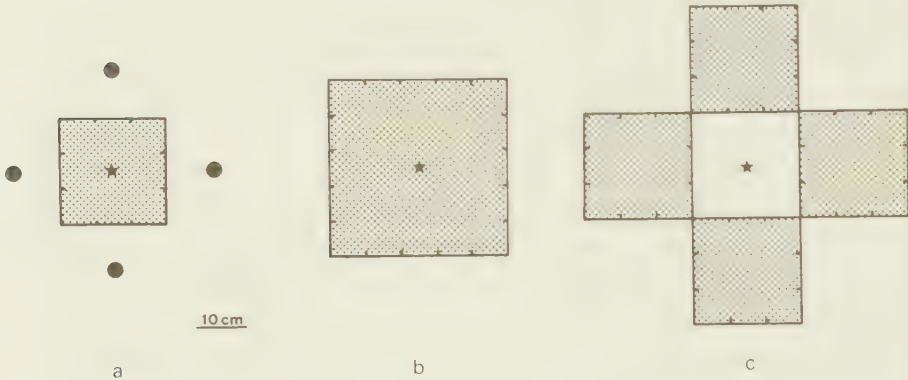


Abb. 5: Definition der Areale Q (a) (Beispiel der Dressuranordnung der Serie 4), GQ (b) und K (c). Der Stern bezeichnet jeweils die Lage des Dressursollpunktes (vergl. 7.)

9.4 Auswertung der Testergebnisse

9.4.1 Lerntests, Lernkurve und Bestimmung des Lernplateaus

Eine Lernkurve stellt die relative Reaktionsdichte [in %] in Abhängigkeit von der Anzahl Lernakte dar. Zu ihrer Erstellung wurden für jeden Lerntest die relativen Reaktionsdichten im Feld F und im Areal Q berechnet. Alle Lerntests einer Dressur wurden dann in Gruppen zu 10 - 20 Lernakten zusammengefasst und Mittelwert, Standardabweichung und Standardfehler für die Dichten in Ordinatenrichtung, für die Lernakte in Abszissenrichtung angegeben. Ein Beispiel

einer typischen Lernkurve (Serie 8) zeigt Abb. 6a. Das Lernplateau gilt als erreicht, wenn die Mittelwerte für d_F und d_Q nicht mehr signifikant zunehmen (wenn $p > 0.05$, t-Test). Nur die Tests aller Testarten (siehe 7.), die von diesem Zeitpunkt an durchgeführt wurden, fanden in der Endauswertung Verwendung. Bei Dressuren, in welchen die Werte d_F und d_Q mit steigender Anzahl Lernakte nicht zunahmen (Abb. 6b und 49) wurden erst die Tests berücksichtigt, die nach frühestens 70 Lernakten erfolgten. Das entsprach dem Zeitpunkt, bei welchem das Lernplateau der meisten Dressuren erreicht war.

Neben den quantitativ messbaren Suchreaktionen gibt es differenzierte, schwer quantifizierbare Verhaltensäusserungen, die dem Beobachter zeigen, wie weit die Markenkongstellation bereits erlernt ist: Nach anfänglich ungerichtetem, relativ langsamem Herumsuchen erfolgt mit zunehmender Lernflugzahl ein immer gezielteres Anfliegen des Sollpunktes, in dessen näher Umgebung dann ausgeprägte Suchreaktionen stattfinden. Nach engen Flugschleifen über dieser Stelle weitet sich die Bahn, um sich bald wieder über dem Ziel zu verdichten, wo erneut und oft heftig angestippt wird. Diese Beobachtungen helfen dem Experimentator, während der Dressur direkt abzuschätzen, wann der maximale Lernerfolg erreicht ist. Die Bestätigung erfolgt dann mit der Berechnung des Lernplateaus.

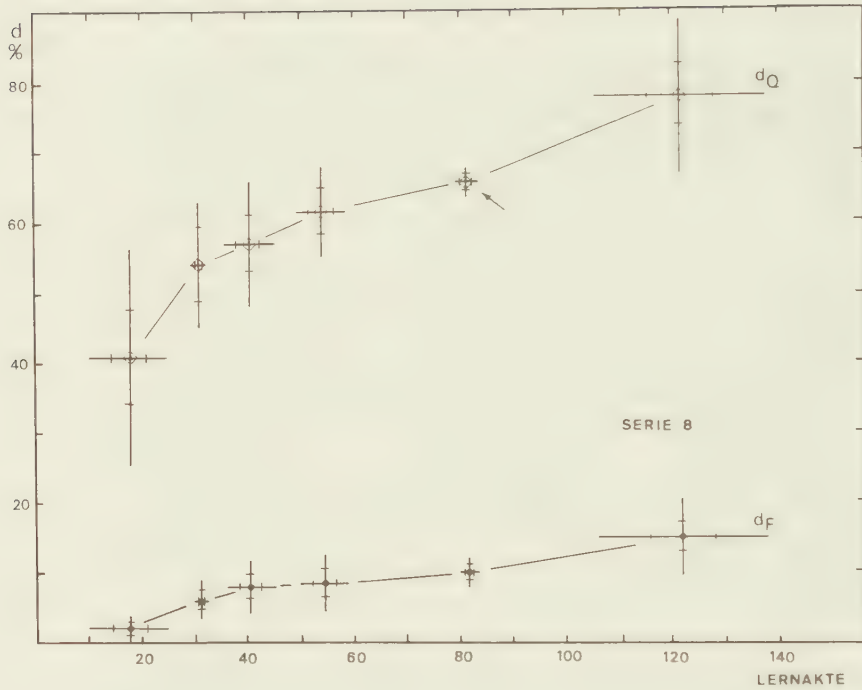


Abb. 6a

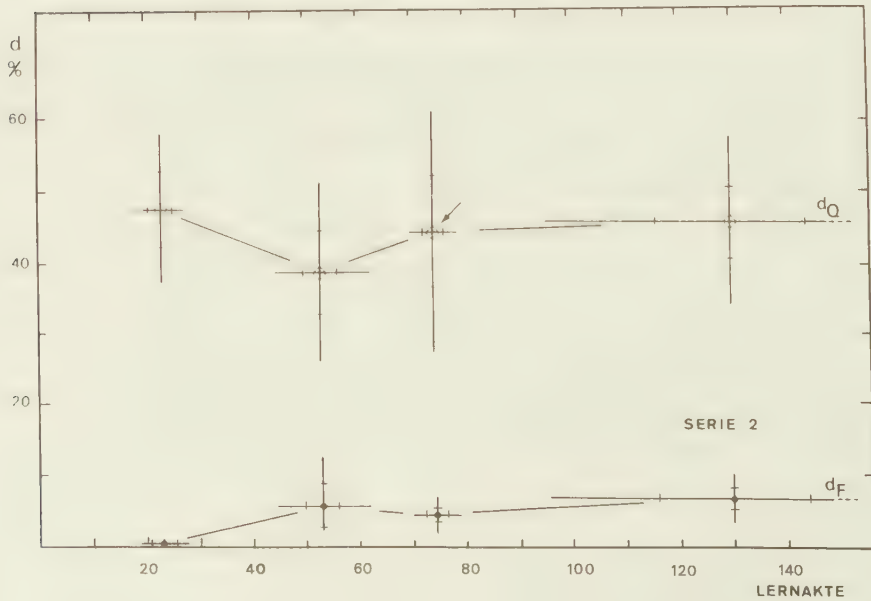


Abb. 6b

9.4.2 Auswertung der einzelnen Testarten

Für jede Dressurserie wurden die einzelnen Testblätter (vgl. 5.2) nach Testarten (vgl. 7) geordnet und anschließend je Testart die gewichteten Tipper, Sitzter und Wendungen in entsprechender Punktzahl für jedes Feld summiert und in ein "Summenprotokoll" übertragen. Ein solches zeigt Abb. 7a. Anhand des Summenprotokolls wurden die relativen Reaktionsdichten in den definierten Feldern und Arealen berechnet (vgl. 9.2). Diese Daten stellen pro Versuch die Schlussresultate dar.

Abb. 6: Beispiele von Lernkurven.

a) Serie 8, b) Serie 2.

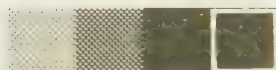
d: Reaktionsdichte, d_F : Reaktionsdichte am Sollpunkt, d_Q : Reaktionsdichte im Areal Q.

Streuungsmaße: Standardabweichung und Standardfehler.

9.5 Graphische Darstellung

Für die graphische Darstellung wurden die für alle Einzelfelder berechneten relativen Reaktionsdichten in 8 Klassen eingeteilt. Jeder Klasse wurde eine bestimmte Graustufe zugeordnet. Klassen und zugehörige Graustufen sind in Tab. 3 aufgeführt. Stufe 0 (0.5% - 1%) wurde nur für Null-Serien und Null-Tests verwendet (vgl. 6.1 bzw. 7.2). In den anderen Testarten blieben Felder mit einer Besetzung unter 1% weiss.

Graustufe

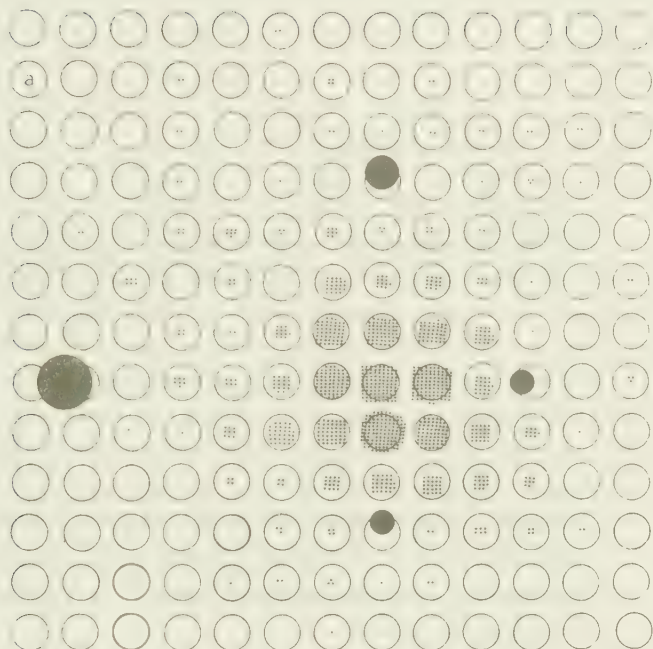


Relative
Reaktions-
dichte d im
Einzelfeld
[%]

0.5 - 1.0	1.0 - 2.5	2.5 - 4.0	4.0 - 5.5	5.5 - 7.5	7.5 - 10.0	10.0 - 13.0	13.0 - 17.0
-----------	-----------	-----------	-----------	-----------	------------	-------------	-------------

Tabelle 3. Stufenskala zu den graphischen Darstellungen

Zur Berechnung und Klassifizierung der Werte und zur Darstellung der Graustufen in Quadraten von unterschiedlich dichter Schraffur stand ein Tischrechner (HP 9815 A) mit angeschlossenem Plotter (HP 7225 A) zur Verfügung. Zur Verdeutlichung wurden die Felder mit verschiedenen quadratischen Plättchen aus einem "Puzzle-Set" belegt und die Konfiguration dann photographiert. Abb. 7b zeigt eine solche Darstellung als Endglied der Auswertung.



b

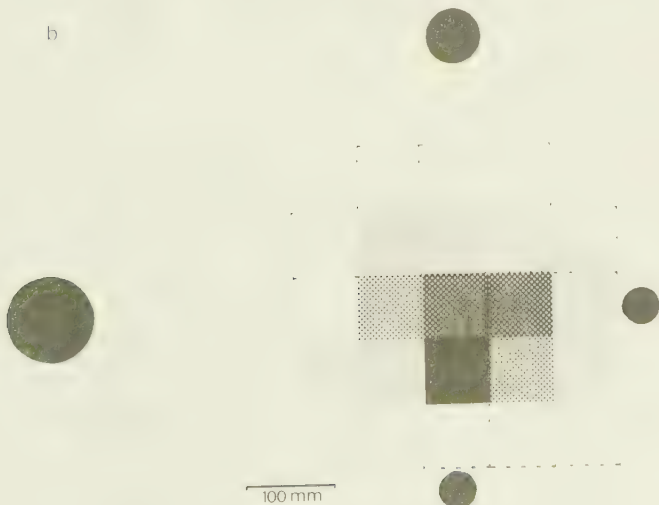


Abb. 7: Summenprotokoll (a) und relative Reaktionsdichte (b) am Beispiel des Lerntests der Serie 4KMR/P6. Einzelheiten im Text.

9.6 Auswertung der Filmaufnahmen

Die Auswertung der Filmaufnahmen erfolgte in Einzelbild-Analyse (Super-8-Filmprojektor, Elmo SP-F). Der Aufenthaltsort der gefilmten Biene wurde durch einen Punkt an der Stelle des Kopfes in jedem Bild festgehalten. Damit ergibt sich eine Punktedispersion, welche die Flugdichte über der Testfläche widerspiegelt. Ein Flugbeispiel aus einem Einzeltest zeigt Abb. 8. Ausserdem wurde die Richtung der Körperachse, welche zur Messung der unter III.4. beschriebenen Winkelverhältnisse benötigt wird, eingezeichnet. Das Ausmessen der Winkel und Strecken erfolgte mit Hilfe des MOP-AMO 2 Digitalisierungsgeräts (KONTRON), einem Gerät zur halbautomatischen Erfassung bildanalytischer Daten, in Kombination mit dem Tischrechner HP 9815A.

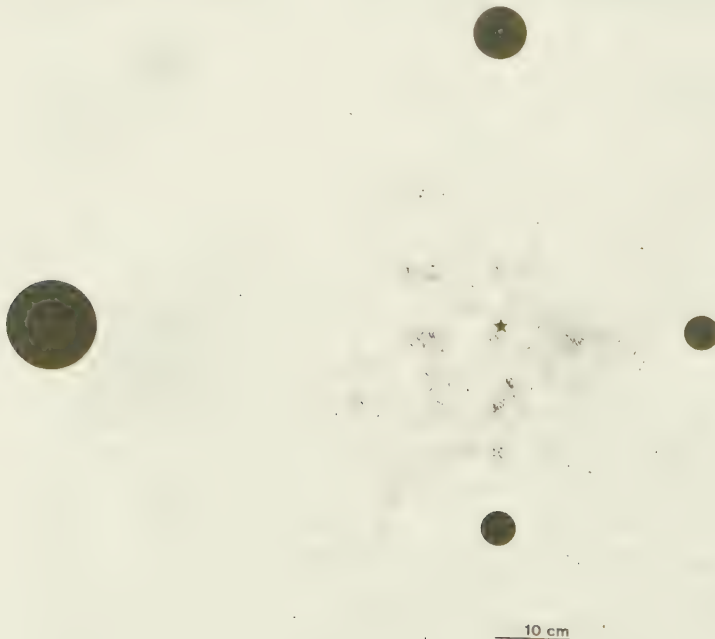


Abb. 8: Einzelbild-Analyse eines Tests (18 Bilder/sec.)
Das Beispiel betrifft einen Lerntest der Serie 4KMR/p₆,
Stern: Sollpunkt.

9.7 Teststatistik

Mittelwert $\bar{X}$, Standardabweichung s und Standardfehler $\bar{s}$

Berechnung mit Taschenrechner SR 56 (Texas Instruments)

t-Test

Zum Vergleich zweier Mittelwerte

χ^2 -Test

Zur Prüfung des Unterschiedes in der Besetzung vergleichbarer Felder und Areale mit 2 x 2 und Mehrfelder-tafeln. Berechnung mit Taschenrechner TI 58 (Texas Instruments) mit Statistikmodul

D-Test

Zur Prüfung der Signifikanz von Differenzen gepaarter Messwerte

$$t = \frac{\bar{D}}{s_{\bar{D}}}$$

$\bar{D}$ = Mittelwert der Differenzen

$s_{\bar{D}}$ = Standardfehler von $\bar{D}$ ($s_{\bar{D}} = \frac{s_D}{n}$)

n = Anzahl gepaarter Messwerte

FG = $n-1$

Test zum Vergleich von Prozentzahlen

(nach Haseloff und Hoffmann)

$$z = \frac{P_1 - P_2}{\sqrt{(\frac{1}{n} + \frac{1}{m}) P_T(100-P_T)}}$$

P_1 = Relative Reaktionsdichte im Areal 1

P_2 = Relative Reaktionsdichte im Areal 2

P_T = Mittelwert aus P_1 und P_2 , $P_T = (1/2)(P_1+P_2)$

n = Summe der gewichteten Suchreaktionen im Areal 1

m = Summe der gewichteten Suchreaktionen im Areal 2

III. ERGEBNISSE

1. Kontrollversuche: Dressuren ohne Nahmarken

Vor der Untersuchung der Orientierungsleistung mit Hilfe von künstlichen Nahmarken sollte geprüft werden, welche Rolle die umliegenden natürlichen Landmarken für die Lokalisation eines Punktes auf der Tischfläche der Apparatur spielen.

Zur Beantwortung dieser Frage wurden an beiden Versuchs-orten (1977/78, 1979, vergl. II.1 und 2.2) Dressuren ohne Nahmarken durchgeführt. Die Futterstelle befand sich im selben Abstand vom Tischrand (51 cm) wie in allen anderen Versuchen. Sie war nach Position 6 (1978) bzw. Position 12 (1979) ausgerichtet. Abb. 9a und 9b zeigen die entsprechenden Tischabschnitte mit den Verteilungen der Suchreaktionen nach dem 65. Lernakt. Es ist deutlich zu erkennen, dass zwar die richtige Tischhälfte gewählt wird, aber keine Konzentration der Suchreaktionen um den Sollpunkt (Stern) entsteht. Die Reaktionsdichte bleibt in allen Feldern unter 2,5%.

Die hohe Anforderung, die eine solche Dressur an die Bienen stellt, kommt im Verhalten während der Dressur und während der Tests zum Ausdruck: Das Auffinden der Nadel benötigt vor allem bei den ersten Lernakten lange Suchzeiten, die sich im Laufe der Dressur nicht in dem Mass verkürzen, wie es bei den Versuchen mit Nahmarken der Fall ist (vgl. II.9.4.1). Auch das Flugverhalten der Bienen während dieser Tests weist Besonderheiten auf, die in keinem der im folgenden beschriebenen Tests zu beobachten waren: Hier sind die Flugbahnen langgestreckt; enge Schleifen mit vielen Suchreaktionen



Abb. 9: Ergebnisse der Null-Serien
a) am Standort von 1977/78 (N = 1708)
b) am Standort von 1979 (N = 640)
Stern: Sollpunkt während der Dressur.

fehlen, und oft wird der Tisch rasch und ohne Halt überflogen. Die Tests liefern weniger Werte als Tests gleicher Dauer mit Nahmarken. Ein Lernerfolg im Sinne einer zunehmenden Konzentration der Suchreaktionen um den Sollpunkt konnte auch nach 100 Lernakten nicht festgestellt werden!

Diese Ergebnisse zeigen, dass die umliegenden Landmarken nur eine grobe Ortsbestimmung ermöglichen, für eine exakte Lokalisation im engen Bereich jedoch unzureichend sind.

2. Massgebende Parameter bei der Nahmarkenorientierung

Mit den folgenden Dressur- und Testanordnungen wird die Verwendung von Landmarken im Nahbereich geprüft und die Bedeutung von deren Anzahl, Grössen- und Distanzverhältnissen untersucht.

2.1 Erlernen der Mitte zwischen konzentrisch angeordneten, gleich grossen Zylindern wechselnder Anzahl

2.1.1 Das Erlernen der Dressurkonstellation

In vier getrennten Dressuren (Serie 8,4,3,2) wird die Futterstelle von je 8,4,3 bzw. 2 gleich grossen, symmetrisch angeordneten Türmen umgeben (KT: 4cm x 16cm, Abstand zur Futterstelle $a = 20\text{cm}$, vertikaler Sehwinkel: 42° , horizontaler Sehwinkel: 11°). Um jegliche Orientierungshilfe durch Umgebungsmarken sicher auszuschliessen, wurde der Versuchstisch mitsamt der Dressuranordnung nach jedem Besuch der Bienen gedreht (vgl. II.3).

Abb. 10a-e zeigt die Ergebnisse dieser Dressur ab Plateau der Lernkurven. Nach 70 - 80 Lernakten ist die maximale Leistung erreicht (vgl. II.9.4.1). Der Suchflug konzentriert sich bei allen Versuchen - mit Ausnahme der Serie 2 -

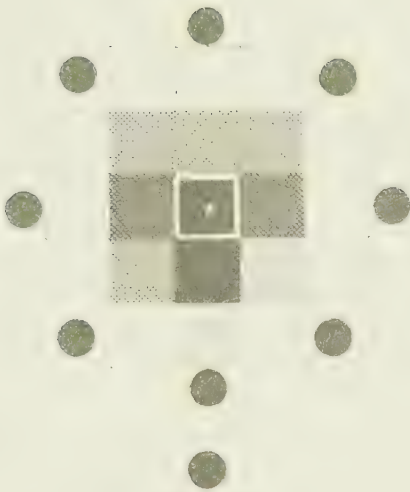


Abb. 10a

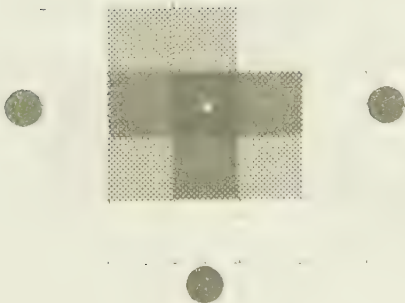


Abb. 10b

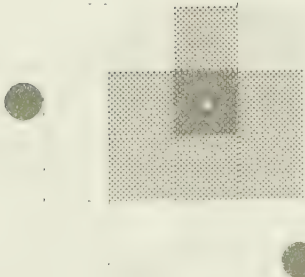


Abb. 10c

(Legende
Seite 36)

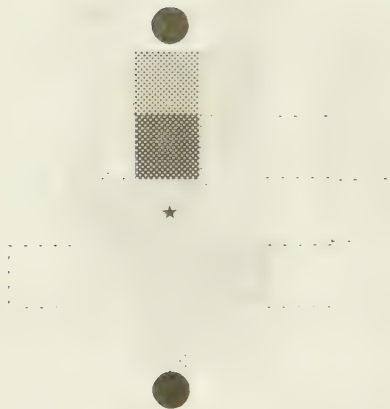


Abb. 10d

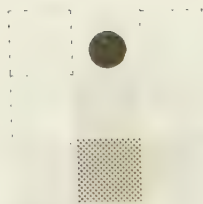


Abb. 10e

100 mm

Abb. 10: Verteilung der Reaktionsdichten nach Dressur auf eine wechselnde Anzahl von gleichen Türmen. Das mittlere Feld entspricht jeweils dem belohnten Feld. (siehe a) Serie 8, N=1321, b) Serie 4, N=780, c) Serie 3, Seite 35) N=691, d) Serie 2, N=823, e) wie d), jedoch mit Spiegelung der Dichteverteilung an einer Symmetrieachse (siehe Text).
Stern: Sollpunkt.

deutlich um den Sollpunkt. Die Reaktionsdichte im Bereich dieses Punktes erreicht in Serie 8 einen maximalen Wert. Sie verringert sich mit abnehmender Zylinderzahl (Abb. 11). Der d_Q -Wert (vgl. Abb. 5) von Serie 8 unterscheidet sich signifikant ($p < 0.001$, t-Test) von den d_Q -Werten der Serien 3 und 2. Gegenüber Serie 4 ist der Unterschied nicht gesichert ($0.05 < p < 0.1$).

In der Dressur zwischen zwei Türmen ist das Maximum zu einem der beiden Türme hin verschoben. Um die Verteilung unabhängig von einer möglichen besonderen Attraktivität von einem der beiden Zylinder zu beurteilen, wurden die spiegelsymmetrischen Hälften, die je einen Turm enthalten, übereinander projiziert und die Flugdichten erneut berechnet. Auch hier zeigt sich ein Abweichen von der Mitte zugunsten eines Turmes (Abb. 10e). Die Schwierigkeit, die Mitte zwischen diesen beiden Marken zu erlernen, äussert sich auch in der flach verlaufenden Lernkurve (Abb. 6b).

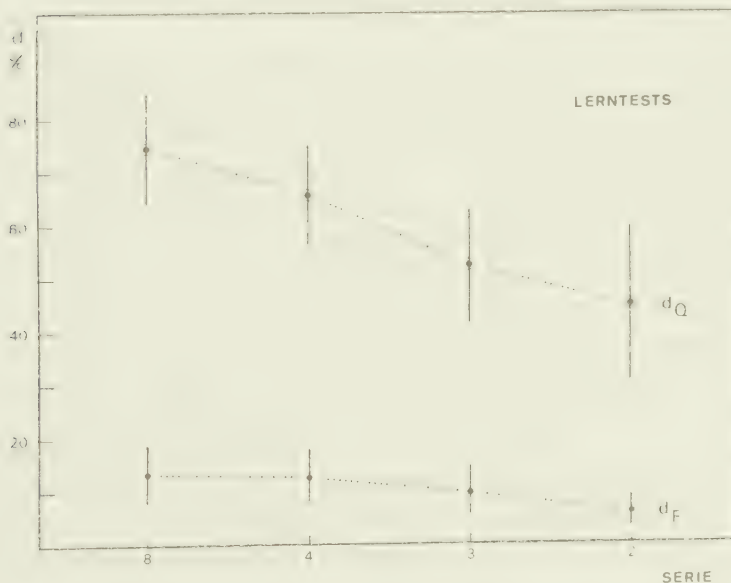


Abb. 11: Vergleich der Reaktionsdichten d_F im Feld F (•) und d_Q im Areal Q (◐) zwischen den Lerntests der einzelnen Serien (Abszisse). Streuungsmass: Standardabweichung.

2.1.2 Die Bedeutung von Markengrösse und Distanz

Aus allen Dressurergebnissen mit Ausnahme der Dressur zwischen zwei Türme geht hervor, dass die Bienen die Mitte zwischen den Nahmarken gut erlernen können. Als nächstes soll untersucht werden, welche optischen Parameter der Türme für die Orientierung der Bienen relevant sind.

a) Vergrößerung des Turmkreises

Bei den im folgenden beschriebenen Versuchen, die in allen vier Serien in entsprechender Weise ausgeführt wurden, entstand die Testanordnung durch zwei Variationen der Dressuranordnung: In der ersten Testart (Typ DRP, vergl. II.7.4) wurde der Kreis der Dressurtürme von einem Radius von 20 cm auf 45 cm erweitert. Dabei blieben alle Azimutwinkel (Abb. 4) erhalten. Höhe und Breite der Türme erschienen dagegen, von der Mitte aus gesehen, unter verkleinerten Sehwinkeln (vertikal 20° , horizontal 5°).

Sollten die Bienen weiterhin die Mitte dieser Turmkonstellatation bevorzugt wählen, würde dies bedeuten, dass die räumliche Markenverteilung und/oder die Gleichheit der Sehwinkel zwischen den einzelnen Türmen für die Orientierung massgebend ist. Sollten sich die Bienen jedoch nach der Sehwinkelgrösse von einzelnen Türmen orientieren, so müssten sie beim jeweiligen Turm in einem der Dressursituation entsprechenden Abstand suchen. Wie aus Abb. 12a-d hervorgeht, konzentrieren sich die Suchreaktionen in der Nähe der Türme und nie in der Mitte der gesamten Anordnung.

Der Verlauf der Flugbahnen (Abb. 14) zeigt ebenfalls, dass sich die Bienen über der Mitte der Turmkonstellatation nie in engen Schleifen und Spiralen bewegen (siehe 4.). Dieses typische Suchverhalten entsteht vielmehr vor den einzelnen Türmen.

Bei der zweiten Testart (Typ RSW, vergl. II.7.3) wurden - ebenfalls auf dem vergrößerten Kreis ($r = 45 \text{ cm}$) und ebenfalls unter Beibehaltung der jeweiligen Dressurazimutwinkel - "Riesentürme" ($9 \text{ cm} \times 36 \text{ cm}$) geboten, deren Sehwinkelgrößen sowohl bezüglich Höhe als auch bezüglich Breite (von der Kreismitte aus betrachtet) die gleichen waren, wie in der Dressursituation. Das Verhalten der Bienen änderte sich deutlich: Die Suchreaktionen verdichteten sich im mittleren Bereich (Abb. 13a-d, vgl. auch Abb. 29). Doch verteilten sich bei dieser Testart die Suchreaktionen über eine größere Fläche als in der Dressursituation (Lerntest), was sich in einer geringeren Dichte im mittleren Bereich ausdrückt (Abb. 15). Trotzdem zeigt der Vergleich der Ergebnisse der vier Serien wie bei den Lerntests (Abb. 10) eine erkennbare Verringerung der Konzentration im mittleren Bereich (Areal GQ, Abb. 5) mit abnehmender Turmanzahl (Abb. 16), was allerdings statistisch nicht gesichert ist (Test nach Haseloff-Hoffmann).

Die Ergebnisse dieser beiden Testarten zeigen, dass sich die Bienen in einer gegenüber der Dressur veränderten Markenkongstellat ion für den Ort mit dressurgleichen Seh- und Azimutwinkeln (Dressursollpunkt) entscheiden, sofern ein solcher Ort existiert (in der Testart RSW). Wenn die Bereiche dressurgleicher Seh- und Azimutwinkel getrennt liegen (in der Testart DRP), wählen die Bienen vor einzelnen Zylindern einen Abstand, bei dem deren Sehwinkelgröße der erlernten annähernd entspricht. Hier sind jedoch die Sehwinkel der anderen Marken untereinander verschieden, und alle Azimutwinkel differieren gegenüber denjenigen der Dressursituation. Demnach ist die Sehwinkelgröße der Einzelmarke ein wichtigerer Orientierungsparameter als die Sehwinkelgleichheit aller Zylinder und als die Größe und Gleichheit der Azimutwinkel.



Abb. 12: Verteilung der Reaktionsdichte bei Vergrößerung
des Abstandes aller Dressurtürme vom Sollpunkt:
Testart DRP.
a) Serie 8, N=994.

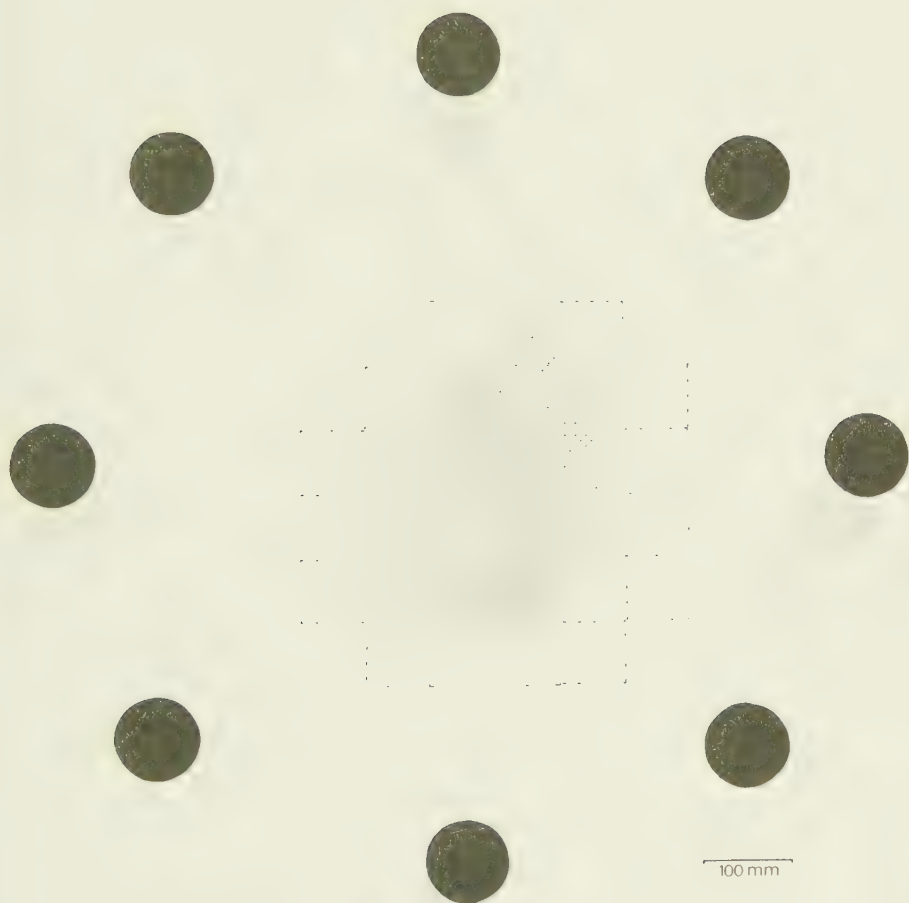


Abb. 13: Testanordnung wie Abb. 12, Marken jedoch durch Riesentürme ersetzt, die unter dem Dressursehwinkel erscheinen: Testart RSW.
a) Serie 8, N=1449.

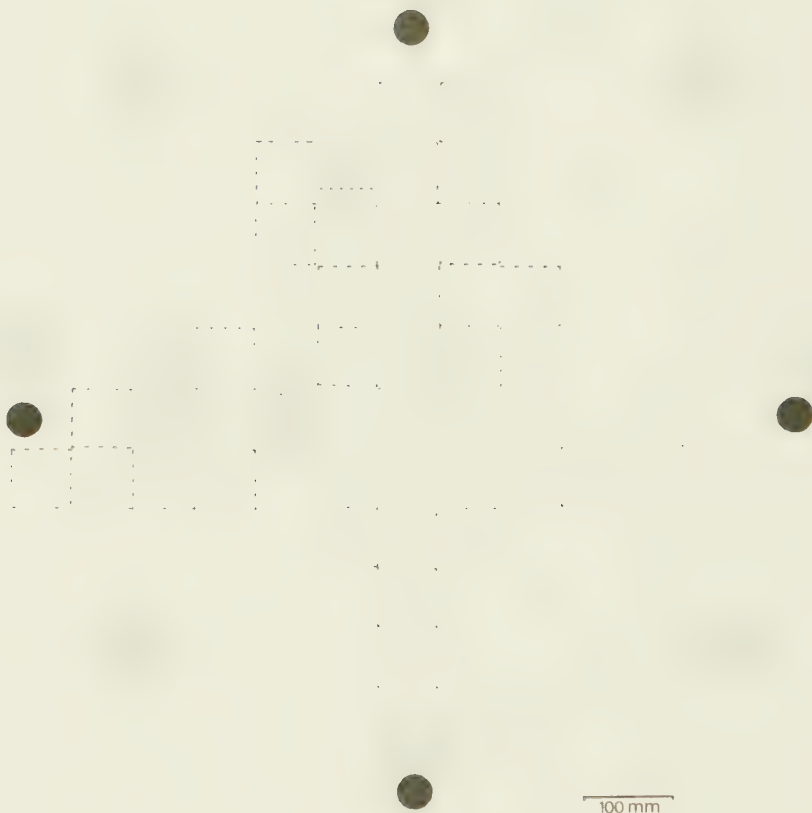


Abb. 12b: Testart DRP, Serie 4, N=907.



Abb. 13b: Testart RSW, Serie 4, N=846.

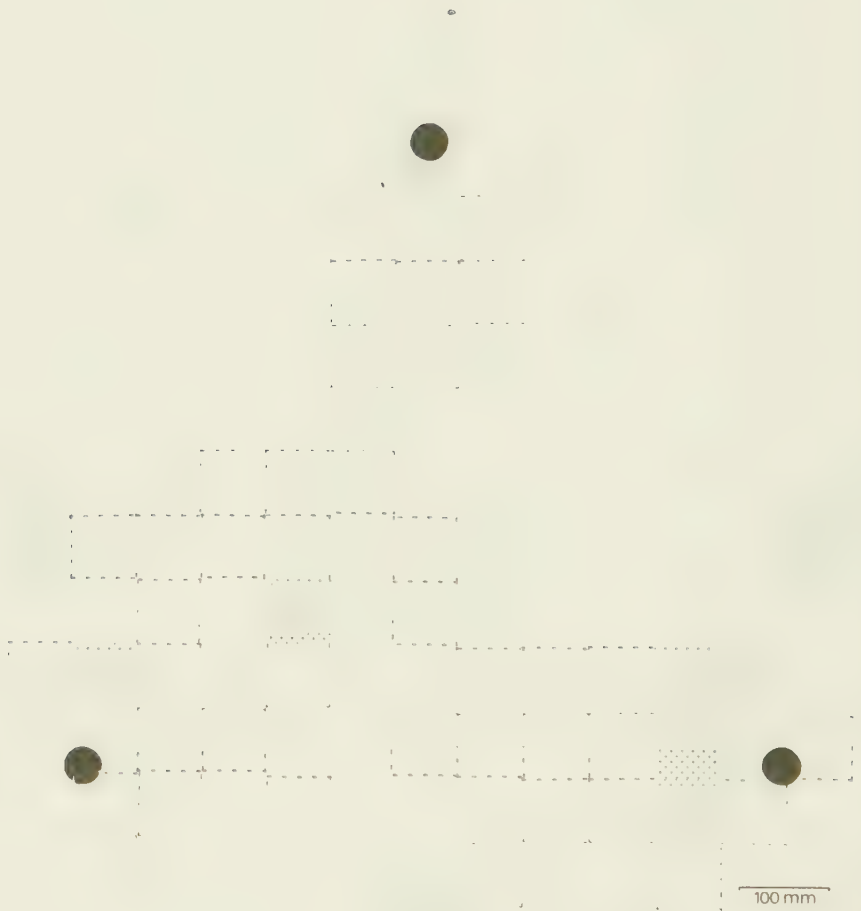


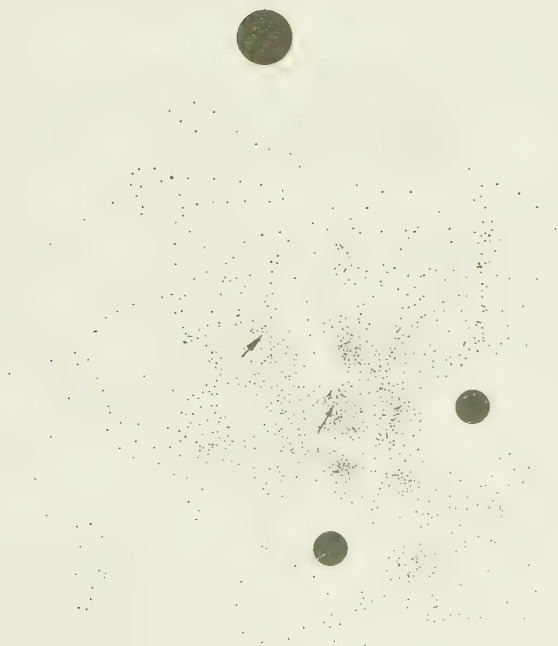
Abb. 12c: Testart DRP, Serie 3, N=372.

Abb. 26



Abb. 27

100mm



dem die Kleinen Türme nun unter dem Dressurazimutwinkel erscheinen ($d_A = 16.2\%$, dagegen am Sehwinkel-sollpunkt S: $d_S = 5.2\%$. Beide Werte sind mit $p < 0.001$ hochsignifikant verschieden, D-Test). Das Ausmass der dabei entstandenen Verringerung der Distanz wird von den Bienen toleriert.

Wie beim Test mit den getrennten Turmgruppen (2.2.1a) werden auch hier bestimmte Teile der Markenkongfiguration bevorzugt zur Orientierung verwendet. Die Bienen wählen nicht den Punkt, der bezüglich Seh- und Azimutwinkel den Sollpunkt des unveränderten Teiles der Markenkongstellatation (Mittlerer Turm und Riesenturm) darstellt (Feld S). Sie suchen vielmehr einen neuen Ort in der Nähe der beiden Kleinen Türme auf, womit sie die Veränderung dieses von ihnen besonders beachteten Teiles bezüglich des Azimutwinkels korrigieren.

c) Die Rolle des Seh winkels bei der Distanzmessung

Im Test mit den getrennten Turmgruppen (2.2.1a) würde die Kenntnis der Bewegungsparallaxe und des Azimutwinkels zum Auffinden des Sollpunktes der beiden Kleinen Türme genügen. In den früher beschriebenen Testarten RSW und RSW-T (2.1.2a und b) wurde jedoch gezeigt, dass die Bienen auch die Sehinkel der Marken erlernt haben: Dort hielten sie einen grösseren Abstand zu den Riesentürmen ein. Da die durch diese Türme erzeugte Bewegungsparallaxe in der Dressursituation nie entstanden ist, mussten sich die Bienen in dieser Situation an den Seh winkeln orientiert haben.

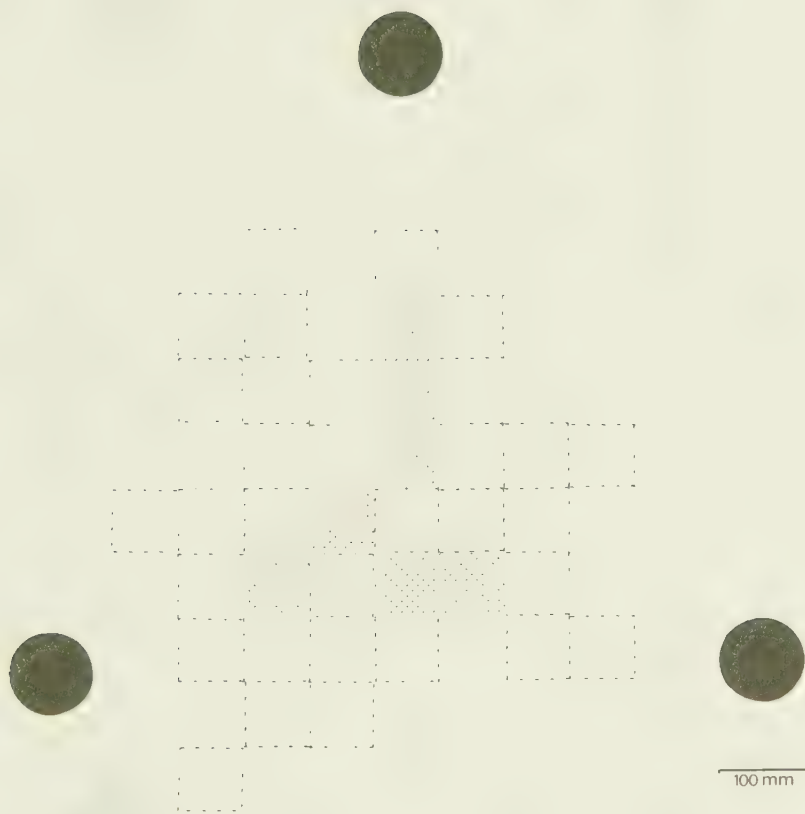


Abb. 13c: Testart RSW, Serie 3, N=846.

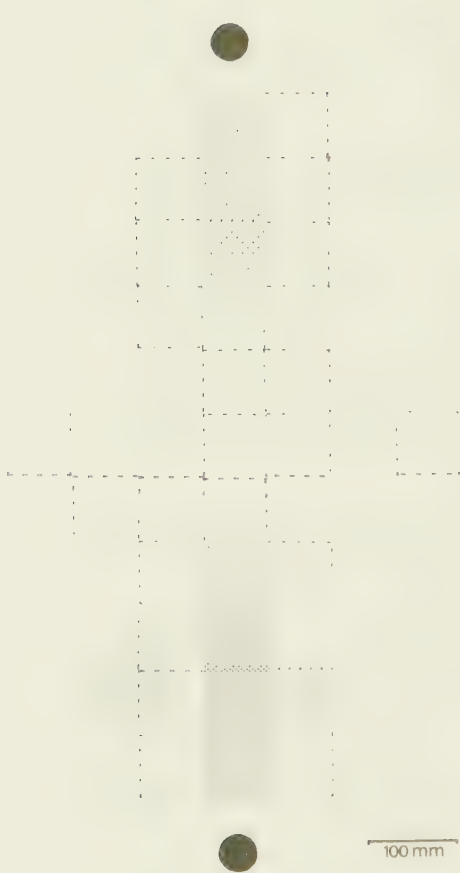


Abb. 12d: Testart DRP,
Serie 2,
N=1164.

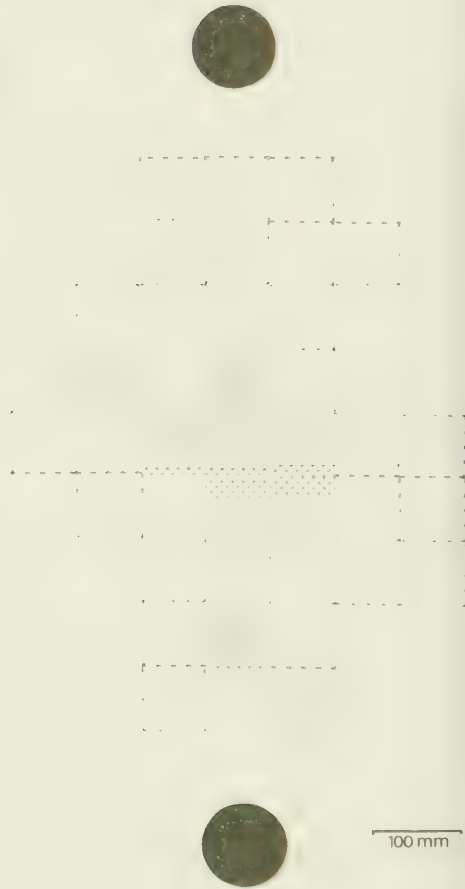


Abb. 13d: Testart RSW,
Serie 2
N=1218.



Abb. 14: Einzelbild-Analyse eines Tests der Serie 4: Testart DRP
(24 Bilder/sec). Vgl. auch Abb. 12b.

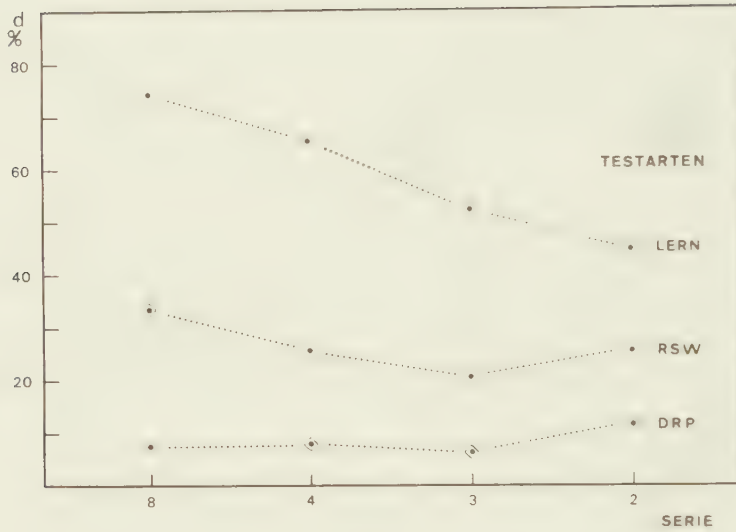


Abb. 15

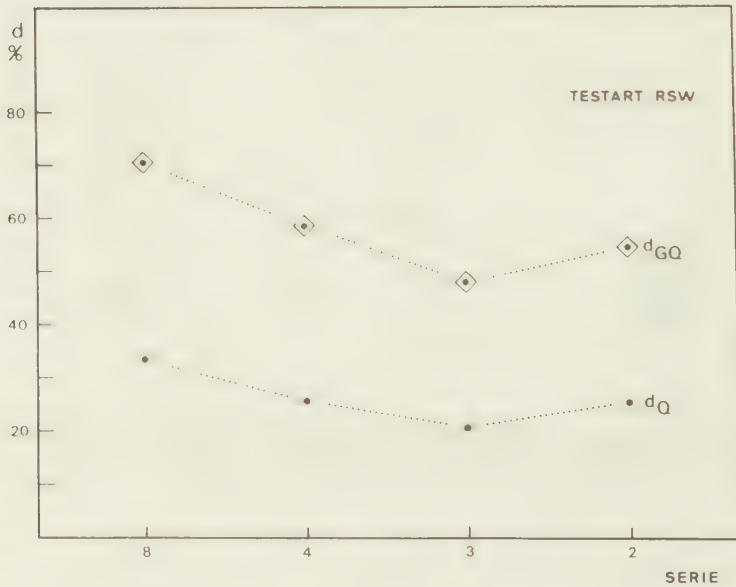


Abb. 16

Abb. 15: Vergleich der Reaktionsdichten d_Q im Areal Q (•) zwischen den einzelnen Serien (die Seriennummer entspricht der Turmzahl, Abszisse).
Lerntests, RSW-Tests und DRP-Tests.
Einzelheiten im Text.

Abb. 16: Vergleich der Reaktionsdichten d_Q und d_{GQ} in den Arealen Q (◊) und GQ (◈) zwischen den einzelnen Serien (die Seriennummer entspricht der Turmzahl, Abszisse). Testart RSW.
Einzelheiten im Text.

b) Vergrößerung eines Teils des Turmkreises

Bei den im folgenden beschriebenen zwei Testarten blieb ein Teil der Dressurkonfiguration je Serie unverändert. Die restlichen Türme wurden bei der ersten Testart ("DRP-T") unter Beibehaltung der Azimutwinkel in einer grösseren Entfernung geboten (45 cm vom Dressursollpunkt, vgl. II.7), in der zweiten Testart ("RSW-T") wurden sie - ebenfalls unter Beibehaltung der Dressurazimutwinkel - durch Riesentürme ersetzt, die im selben Abstand (45 cm vom Dressursollpunkt) standen. Vom Dressursollpunkt aus erschienen sie unter den Dressursehwinkeln. Abb. 17a-d und Abb. 18a-e zeigen die Ergebnisse dieser beiden Testarten für alle vier Versuchsserien.

Bei beiden Testarten ähnelt die Verteilung der Suchreaktionen im Bereich der in der Dressurkonfiguration belassenen Türme der Verteilung in der Dressursituation (Abb. 10a-d, Sonderfall siehe unten). In der Testart DRP-T verhalten sich die Bienen im Bereich der versetzten Dressurtürme wie bei den Versuchen DRP (Abb. 12a-d): Sie nähern sich den Einzeltürmen. In der Testart RSW-T wird zu den Riesentürmen ein grösserer Abstand eingehalten. Dies entspricht dem Verhalten der Bienen in der Testart RSW (Abb. 13a-d).

Das Ergebnis dieser beiden Testarten bestätigt die unter Abschnitt (a) gezogenen Schlussfolgerungen: Auch in diesen Testsituationen wählen die Bienen dort, wo die Seh- und Azimutwinkel mit den erlernten übereinstimmen. An dieser Stelle erscheinen jedoch in der Testart DRP-T die versetzten Dressurtürme kleiner als in der Dressur. Die Bienen bewegen sich aber während der Suche auch zu diesen Türmen hin, wobei der erlernte Schwinkel angenähert wird, obwohl dabei eine Veränderung der Azimutwinkel gegenüber der Dressursituation toleriert werden muss.

Neben diesem Ergebnis wird ein weiterer Sachverhalt deutlich: In Abhängigkeit vom Anteil der in der Dressursituation belassenen Türme an der Gesamturmzahl gleicht die Verteilung um den Dressursollpunkt derjenigen in der Dressursituation mehr oder weniger: Im Test RSW-T der Serie 4, wo drei von den vier Türmen in der Dressuranordnung verblieben (Abb. 18c), ist die Reaktionsdichte um den Dressursollpunkt (betrachtet wird das Areal Q) annähernd so hoch wie in der Dressursituation ($0.2 < p < 0.3$, χ^2 2x2-Tafel). Im Test DRP-T mit gleicher Turmaufstellung (Abb. 17c) ist die Reaktionsdichte um den Dressursollpunkt gegenüber der Dressursituation nur wenig erniedrigt ($0.01 < p < 0.05$): Die Annäherung an den versetzten Dressurturm ist nur geringfügig. In den beiden Testarten der Serie 8, wo fünf von den acht Türmen in der Dressuranordnung belassen wurden (Abb. 17a, 18a), und in den beiden Testarten der Serie 4, wo der Anteil der Dressurkonstellation die Hälfte ausmacht (Abb. 17b, 18b), ist die Ähnlichkeit der Verteilung mit derjenigen in den Lerntests im Bereich der unveränderten Dressurtürme noch deutlich zu erkennen; jedoch unterscheidet sich jetzt die Dichte um den Dressursollpunkt (Areal Q) von der Dichte an dieser Stelle in den Lerntests signifikant ($p < 0.001$). In den Tests der Serie 3, wo zwei von den drei Türmen in vergrössertem Abstand stehen (Abb. 17d, 18d), ist die Ähnlichkeit schliesslich nur noch in der Testart RSW-T zu erkennen. Dagegen ist die Reaktionsdichte zwischen den drei Türmen in der Testart DRP-T überall etwa gleich hoch.

Eine geringe Abänderung der Dressurkonfiguration wird also von den Bienen mit kaum verändertem Suchverhalten beantwortet. Je mehr sich jedoch die Testkonstellation von der Dressursituation unterscheidet, desto mehr verändert sich auch das Sucherverhalten der Bienen in einer spezifischen, der neuen Konstellation angepassten Weise.

Ein besonderes Verhalten zeigen die Bienen bei den Testarten RSW-T, bei denen die Hälfte oder ein noch grösserer Teil der Dressurkonfiguration verändert war (Serie 4: Abb. 18b, Serie 3: Abb. 18d): Dort verschiebt sich die höchste Dichte zu dem bzw. zu den unveränderten Türmen hin.

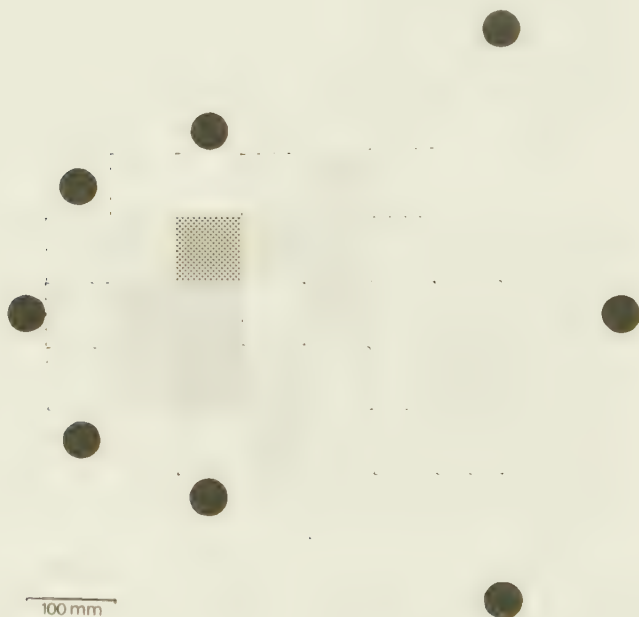


Abb. 17: Testergebnis nach Distanzvergrößerung eines Teils der Dressurtürme: Testart DRP-T. Erläuterungen im Text.
a) Serie 8, N=534.

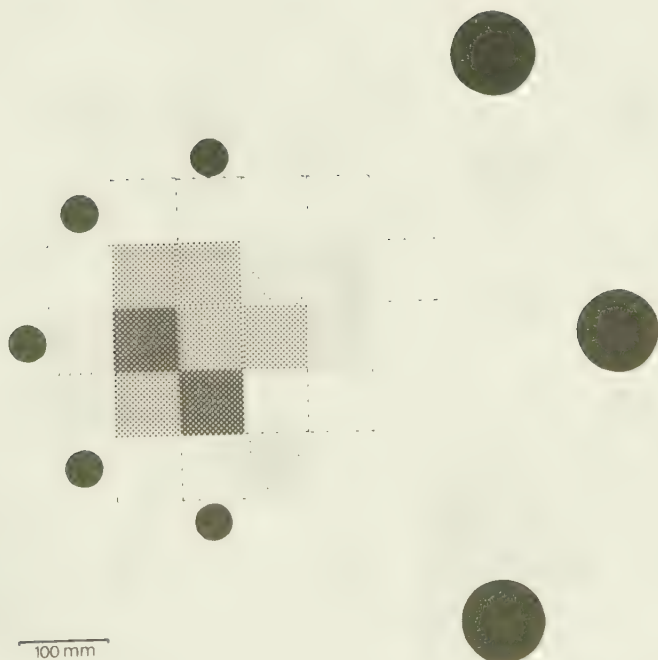


Abb. 18: Testanordnung wie Abb. 17, im vergrößerten Abstand stehen jedoch Riesentürme, die vom Dressursollpunkt aus sehinkelgleich erscheinen. Testart RSW-T. Erläuterungen im Text.
a) Serie 8, N=568.

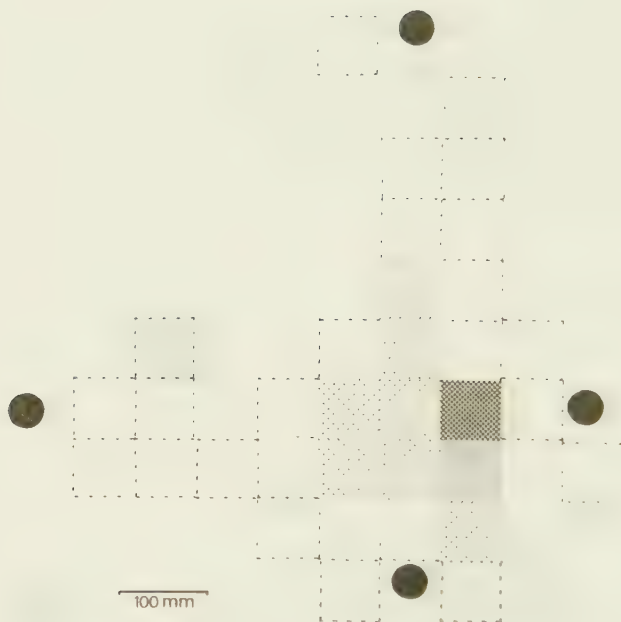


Abb 17b:

Testart DRP-T,
Serie 4,
N=1224.

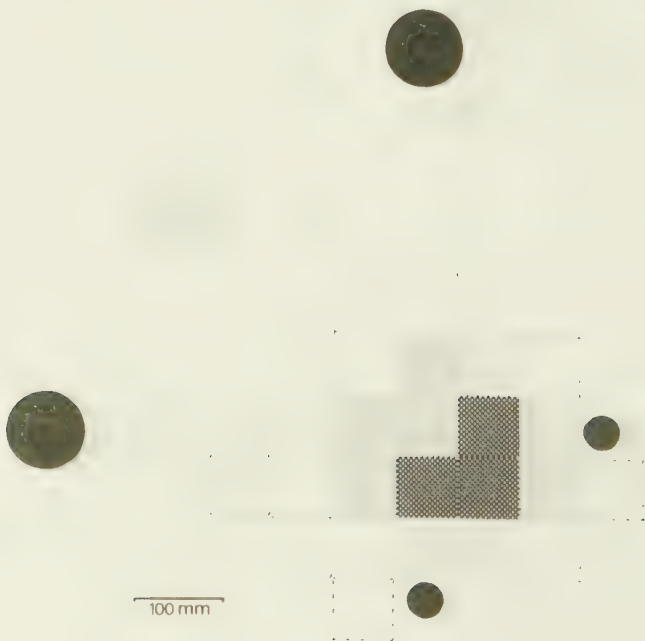


Abb. 18b:

Testart RSW-T,
Serie 4,
N=877.

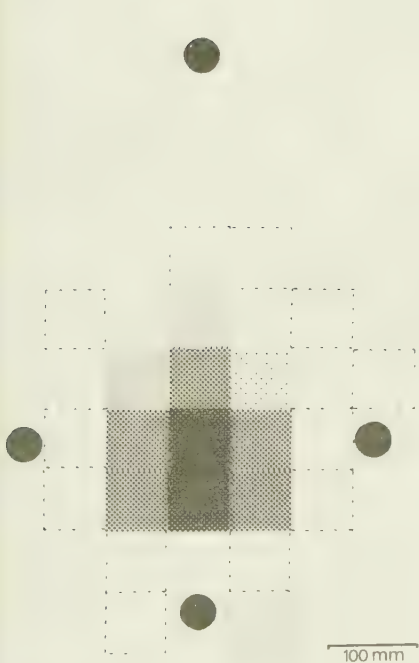


Abb. 17c: Testart DRP-T,
Serie 4, N=363.

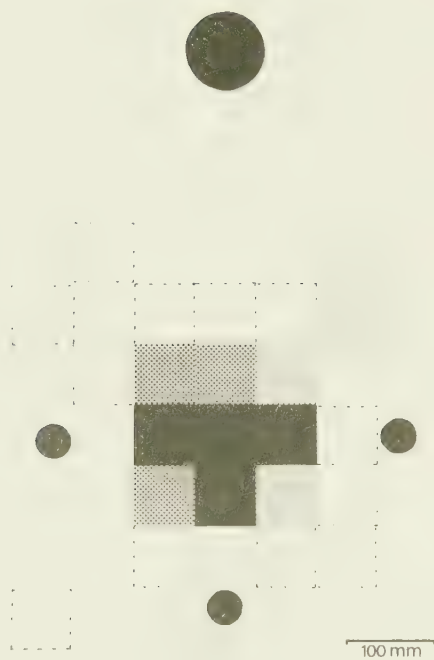


Abb. 18c: Testart RSW-T,
Serie 4, N=351.

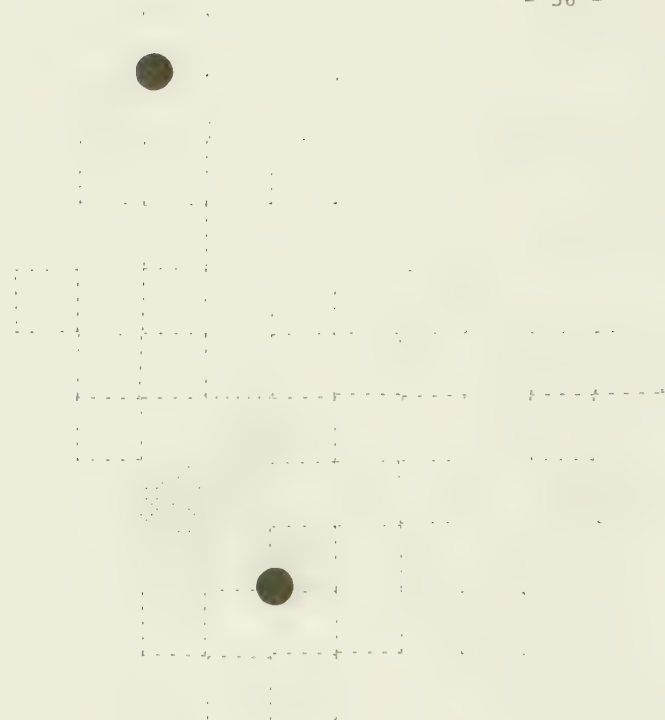


Abb.17d: Test-
art DRP-T,
Serie 3, N=695

100 mm

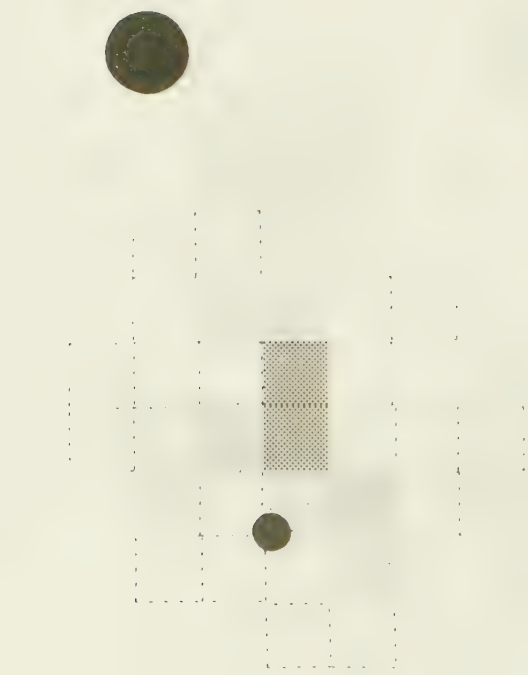


Abb.18d: Test-
art RSW-T,
Serie 3, N=432

100 mm

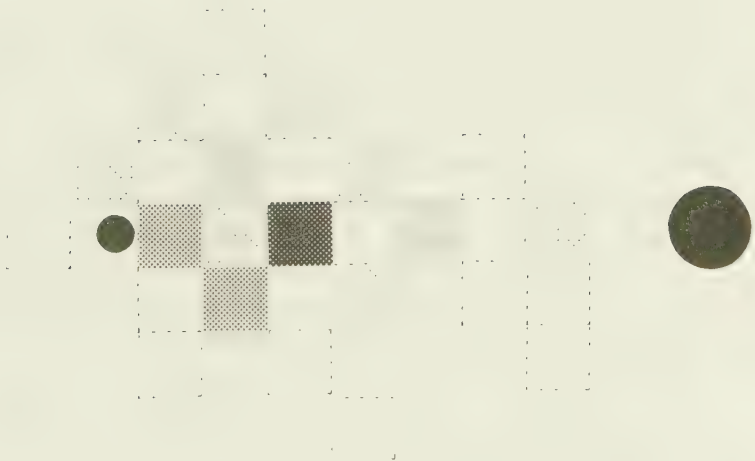


Abb. 18e: Testart RSW-T, Serie 2, N=927.

c) Veränderung des vertikalen und des horizontalen
Schwinkels

TINBERGEN und KRUYT (1938) kamen bei ihren Untersuchungen des Orientierungsverhaltens des Bienenwolfes (Philanthus triangulum) zu dem Schluss, dass dieses Tier zum Auffinden des Nesteinganges bevorzugt hohe Wegmarken verwendet, hingegen niedere, breite von gleicher Fläche weniger beachtet.

Ob auch die Bienen die horizontale und die vertikale Ausdehnung von Landmarken unterschiedlich bewerten, soll anhand zweier Testarten untersucht werden, die jeweils in Serie 4 und in Serie 3 durchgeführt wurden. Im Versuch der Serie 4 verblieben zwei Türme in der Dressurstellung, die anderen beiden wurden in der ersten Testart (Variation 1) durch "Schmale Türme" (4cm x 36cm), in der zweiten Testart (Variation 2) durch "Breite Türme" (9cm x 16cm) ersetzt und unter Beibehaltung der Azimutwinkel in einer Distanz von 45cm vom Dressursollpunkt aufgestellt (siehe Abb. 19a,b). Von diesem aus erschienen nun die Schmalen Türme ebenso hoch, aber nur etwa halb so breit wie in der Dressur (der horizontale Schwinkel von 5° entspricht 45% des Dressurwinkels), die Breiten Türme erschienen hingegen so breit, aber nur halb so hoch wie in der Dressur (der vertikale Schwinkel von 20° entspricht 51% des Dressursehwinkels).

In Serie 3 blieb nur ein Turm im Dressurabstand vom Dressursollpunkt stehen; die anderen beiden Türme wurden auf dieselbe Weise variiert wie in den beiden oben beschriebenen Testarten der Serie 4 (siehe Abb. 20a,b).

Falls die Bienen nur den vertikalen Schwinkel beachten und der horizontale bedeutungslos ist, sollten die Dichteverteilungen in den Testarten mit den Schmalen Türmen mit jenen der RSW-T-Testarten (siehe Serie 4 Abb.18b, Serie 3 Abb.18d) übereinstimmen, bei denen die gleichartig versetzten Türme am Dressursoll-

punkt gleiche vertikale und horizontale Sehwinkel besaßen. Gleichzeitig müssten die Dichteverteilungen in den Testarten mit den Breiten Türmen jenen der DRP-T-Testarten (Serie 4 Abb. 17b, Serie 3 Abb. 17d) ähneln, bei denen die versetzten Dressurtürme am Dressursollpunkt zu niedrig und zu schmal erschienen. Sollten die Bienen dagegen allein den horizontalen Sehwinkel beachten, wäre eine Übereinstimmung zwischen den Ergebnissen der Variation 2 mit jenen der RSW-T-Tests und gleichzeitig eine Übereinstimmung der Ergebnisse der Variation 1 mit jenen der DRP-T-Tests zu erwarten.

Abb. 19a,b und Abb. 20a,b zeigen die Resultate dieser Versuche. Die unter den obigen Überlegungen erwarteten Verteilungen der Suchreaktion sind nicht eingetreten: Bei Betrachtung des unterschiedlichen Grades der Annäherung an die verschiedenen versetzten Turmtypen zeigen die Reaktionsdichten in den Variationen 1 und 2 nie Übereinstimmung mit den DRP-T-Testarten ($p < 0.001$, χ^2 2x2 Tafel). Im Versuch der Serie 3 gleicht allein die Annäherung an die Schmalen Türme derjenigen an die Riesentürme in der entsprechenden RSW-T-Testart ($0.3 < p < 0.4$), im Versuch der Serie 4 gilt dies dagegen nur für die Breiten Türme ($0.7 < p < 0.8$)!

Zu dieser Frage wurden im Rahmen der Serie 4 zwei weitere Versuche durchgeführt: Im ersten Versuch sind 4 Schmale, im zweiten 4 Breite Türme wie in den DRP- bzw. RSW-Testarten (Abb. 12b und 13b) angeordnet. In beiden Fällen entspricht die Annäherung an die Türme derjenigen in der DRP-Testart (in der die Türme vom Dressursollpunkt aus unter verkleinerten Sehwinkeln erschienen, $0.1 < p < 0.2$ bzw. $0.8 < p < 0.9$) und nicht derjenigen in der RSW-Testart (deren Türme am Dressursollpunkt die erlernten Sehwinkel zeigten, $p < 0.001$).

Sowohl bei den Tests der Variation 1 als auch der Variation 2 sind die Bienen schlechter orientiert als bei den RSW-Versuchen. Daraus kann geschlossen werden, dass den Bienen weder die alleinige Uebereinstimmung des vertikalen noch des horizontalen Sehwinkels mit dem entsprechenden Dressurwinkel ausreicht. Die Ergebnisse berechtigen nicht zu der Annahme, dass der vertikale Sehwinkel stärker beachtet wird als der horizontale Sehwinkel oder umgekehrt.



Abb. 19: Verteilung der Reaktionsdichte bei Vergrößerung des Abstandes zweier der vier Nahmarken vom Sollpunkt in der Serie 4.

a) Im vergrößerten Abstand stehen die "Schmalen Türme", N=536. Erläuterung im Text.

Abb. 20: Verteilung der Reaktionsdichte bei Vergrößerung des Abstandes zweier der drei Nahmarken vom Sollpunkt in der Serie 3. Erläuterungen im Text.

- (Seite 62)
- a) Im vergrößerten Abstand stehen die "Schmalen Türme", N=396.
 - b) Im vergrößerten Abstand stehen die "Breiten Türme", N=770.

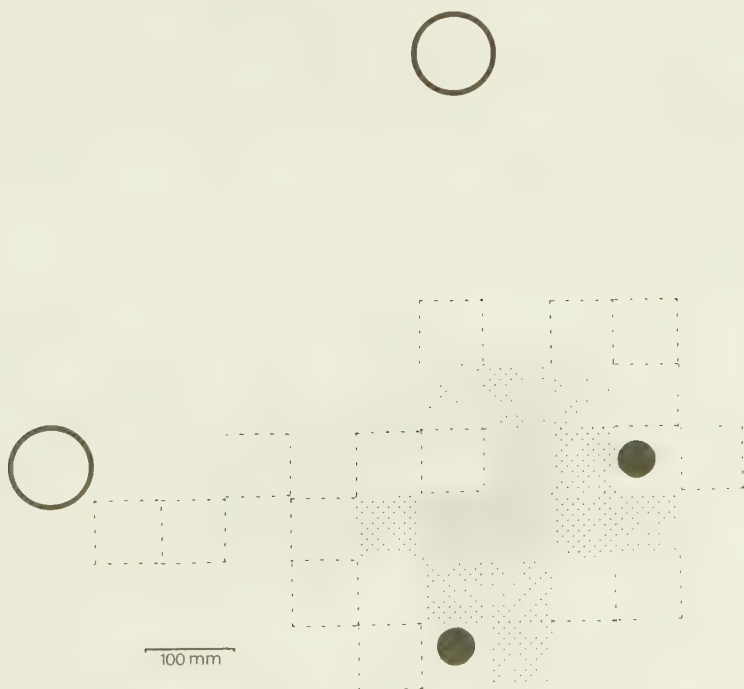


Abb. 19b: Im vergrößerten Abstand stehen die "Breiten Türme" N=853, Erläuterungen im Text.

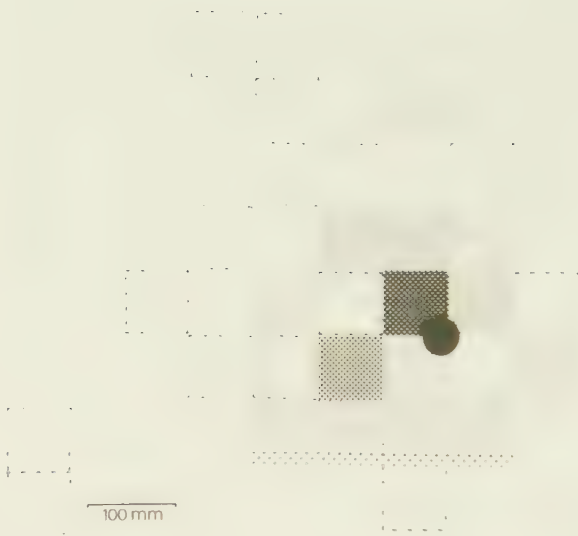


Abb. 20a

(Text
Seite 61)

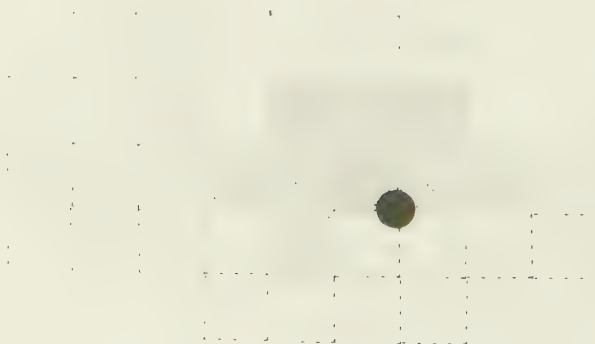


Abb. 20b

(Text
Seite 61)

2.1.3 Der Einfluss der Reduktion der Markenanzahl

Nach der Dressur der Serie 8 (vgl. 2.1.1) wurde ein Test durchgeführt, bei dem 3 der 8 Türme fehlten. Abb. 21 zeigt die Reaktion der Bienen auf diese Testsituation. Das Dichtemaximum ist im Vergleich zur Dressursituation von der ursprünglichen Mitte der Anordnung in den von den Türmen abgegrenzten Bereich hinein verschoben.

In den Feldern mit den höchsten Reaktionsdichten stimmen weder die Sehwinkel noch die Azimutwinkel mit denjenigen in der Dressursituation überein. Die Bienen nehmen diese Abweichung in Kauf und verkleinern dadurch eine für sie vermutlich noch schwerer wiegende Veränderung der erlernten Situation, nämlich das Fehlen einer vollständigen Umgrenzung durch die Marken (siehe dazu Kap. 3 der Diskussion).

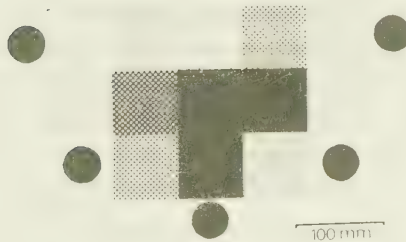


Abb. 21: Verteilung der Reaktionsdichte bei Reduktion der Markenanzahl.
Serie 8, N=716.

2.2 Erlernen der Mitte zwischen vier Zylindern von unterschiedlicher Grösse

2.2.1 Dressur auf Zylinder gleicher Sehwinkel, aber unterschiedlicher Grösse und Entfernung

a) Ungleiche Bewertung der verschiedenen Zylinder

In den bisherigen Dressursituationen erschienen alle Türme unter dem gleichen Sehwinkel, da alle gleich gross waren und im selben Abstand vom Belohnungsort geboten wurden. Sehwinkelgleichheit kann aber auch dann zustande kommen, wenn verschieden grosse Marken in entsprechend unterschiedlichen Entfernungen stehen.

Anhand der folgenden Versuchsserie (4KMR/P6) soll geprüft werden, ob die Marken von den Bienen allein anhand ihres Sehwinkels beurteilt werden oder ob Grösse und Distanz weitere Orientierungsparameter darstellen. Die Dressuranordnung bestand aus 4 Türmen in 3 verschiedenen Grössen (2KT, MT, RT, s. Tab. 1), die so um den Belohnungsort angeordnet waren, dass sie Azimutwinkel von 90° einschlossen. Die Entfernungen wurden so gewählt, dass alle Türme vom belohnten Feld aus unter dem gleichen Sehwinkel erschienen (vertikal 42°, horizontal 11°, s. Tab. 2).

Da diese Dressur auch noch einer anderen Fragestellung dient (s. 3.2.1 - 3.2.3), wurde der Tisch während dieser Versuchsserie nicht gedreht. Deshalb musste zuerst geprüft werden, ob eine genaue Orientierung nicht schon anhand der Umgebungsmarken möglich ist. Das Ergebnis der zu diesem Zweck ausgeführten Kontrolltests ohne Türme (Abb.22)

entspricht den Resultaten der Null-Serien (Abb. 9a,b): Nirgends wird eine Anhäufung der Suchreaktionen beobachtet. In allen Fällen überschreitet die Reaktionsdichte nie den Wert von 2.5%. Auch das Verhalten der Bienen entsprach in diesem Versuch dem in den Null-Serien (vgl. 1.). Die Umgebungsmarken vermögen demnach auch nach der Dressur mit Nahmarken keine wirksame Orientierungshilfe zu bieten.

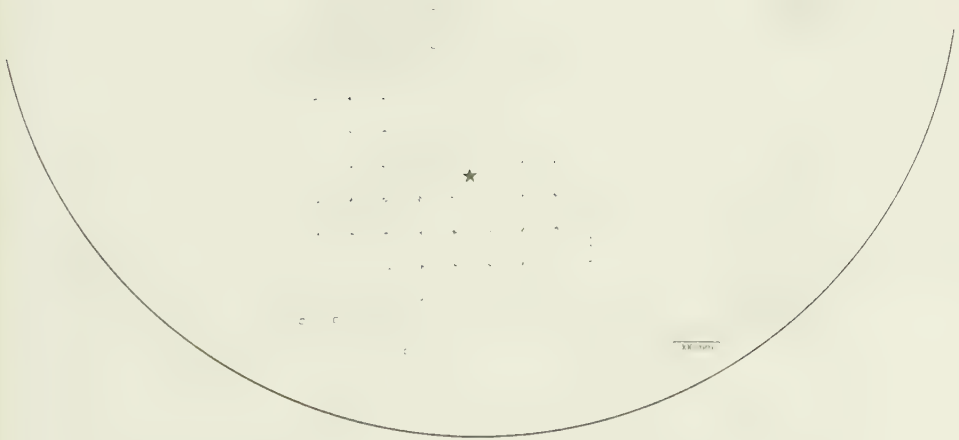


Abb. 22: Ergebnis der Null-Tests der Serie 4KMR/P6.
Stern: Sollpunkt während der Dressur.
N=856.

Abb. 23 und 8 zeigen das Suchmuster in der Dressursituation. Die Dichtevertelung um den Sollpunkt (Stern) ist hier nicht so symmetrisch ausgeprägt wie in den Dressuren mit lauter gleichen Türmen (vgl. z.B. das Ergebnis der 4-Turm-Serie ,Abb. 10b): Die Bienen zeigen die Tendenz, dichter bei den Kleinen Türmen als bei den beiden grösseren Türmen zu suchen.

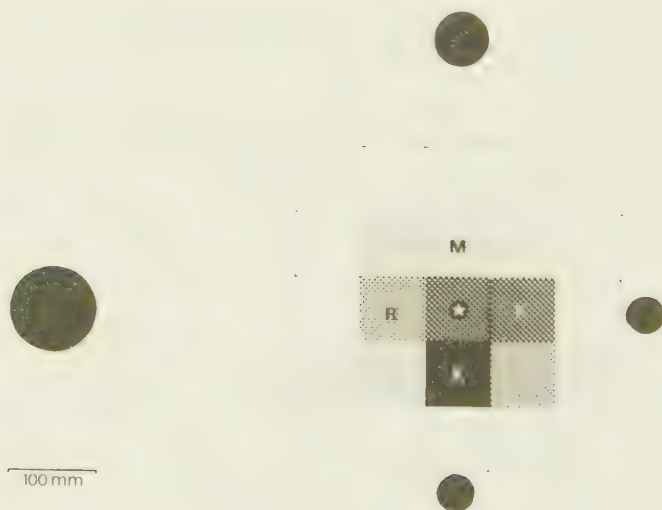


Abb. 23: Ergebnis der Lerntests bei Dressur auf verschiedene, sehinkelgleich erscheinende Türme (Serie 4KMR/P6).
Stern: Sollpunkt. Felder K,M,R siehe Text.
N=1107.

Abb. 24: Verteilung der Reaktionsdichte bei auseinandergerückten Turmgruppen in der Serie 4KMR/P6.
(Seite 67) Vom Punkt * aus erscheinen die beiden grösseren Türme, vom Punkt ☆ aus die beiden kleineren Türme unter dem gleichen Seh- und Azimutwinkel wie während der Dressur.
N=860.

Die summierten Reaktionsdichten der beiden Felder K (siehe Abb. 23) unterscheiden sich signifikant von jenen der Felder R + M ($0.001 < p < 0.005$, D-Test); zwischen den beiden Feldern K lässt sich kein Unterschied nachweisen ($0.2 < p < 0.3$).

Auch im Verhalten der Bienen fiel die besondere Aufmerksamkeit auf, welche sie den beiden Kleinen Türmen schenkten: Regelmässig wendeten sie sich diesen beiden Marken zu und führten die meisten Suchreaktionen in frontaler Ausrichtung zu ihnen aus.

Der Frage, ob die nahen Türme eine besondere Rolle spielen, wurde ein weiterer Versuch gewidmet, in dem beide kleineren und beide grösseren Türme auseinandergerückt waren (Abb. 24). Anstatt des Riesenturmes kam ein Mittlerer zur

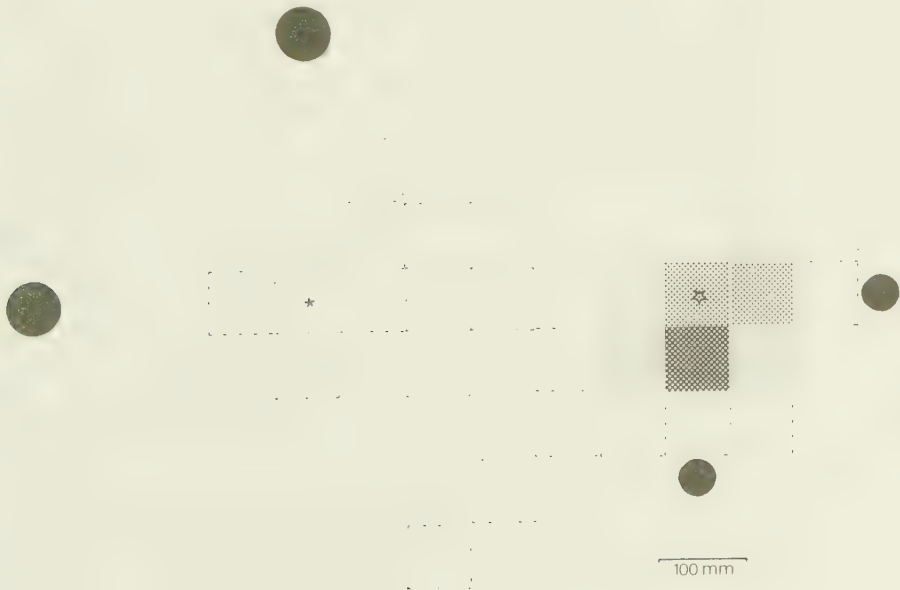


Abb. 24: Legende Seite 66.

Verwendung, der so stand, dass er in dem Feld, in dem er mit dem zweiten Mittleren Turm einen 90° -Azimutwinkel bildete, wie dieser unter dem Dressursehwinkel erschien. Da der Dressurazimutwinkel 90° beträgt, stellt dieses Feld den Sollpunkt für diese Turmgruppe dar.

Das Ergebnis dieser Testart (Abb. 24) zeigt eine deutliche Bevorzugung des Bereiches vor den beiden Kleinen Türmen. Die Verteilung der Suchreaktionen um den zu diesen gehörigen Sollpunkt ähnelt stark jener in der Dressursituation, während um den Sollpunkt der grösseren Türme (* in der Abbildung) nur wenige Suchreaktionen geleistet werden. Hier erstreben die Bienen wie in den DRP-Versuchen (Abb. 12 a - d) nicht eine möglichst gleichmässige Markenverteilung im Sehfeld, sondern orientieren sich spezifisch an einer Teilkonstellation.

Wenn die Bienen im Dressurabstand bei den Marken suchen, erzeugen die nahen Türme eine andere retinale Bildverschiebung (Bewegungsparallaxe) als weiter entfernte, wobei sich ihre Sehwinkelgrösse in unterschiedlichem Ausmass ändert (siehe Kap. 1 der Diskussion). Die Sehwinkelveränderung ΔS , welche bei frontaler Annäherung an einen Turm stattfindet, ist in Abb. 25 dargestellt. In der Nähe des Sollpunktes (Pfeil in der Abb.) sind Aenderung und Geschwindigkeit der Aenderung von vertikalem und horizontalem Sehwinkel des Riesenturmes und auch des Mittleren Turmes gering, die der Kleinen Türme jedoch grösser.

Die Unterscheidung der Marken ist nicht nur im Sollbereich möglich. Wenn sich die Bienen dem Riesenturm z.B. auf die Solldistanz der Kleinen Türme (20 cm) nähern, dann ändert sich dort dessen horizontaler Sehwinkel schneller, sein vertikaler Sehwinkel langsamer als die entsprechenden Winkel der Kleinen Türme in derselben Distanz.

Marken, die in verschiedenen Entfernungen geboten werden, können demnach auch dann, wenn sie unter dem gleichen Sehwinkel erscheinen, anhand der unterschiedlichen Bewegungsparallaxen voneinander unterschieden werden.

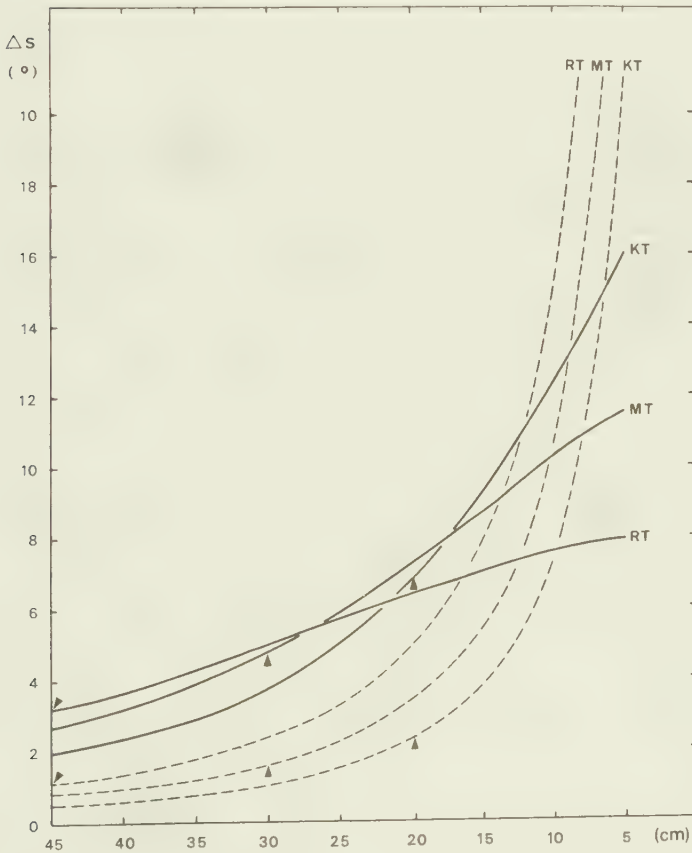


Abb. 25: Veränderung der Sehwinkel (ΔS) in Abhängigkeit vom Abstand zum Turm.
RT = Riesenturm
MT = Mittlerer Turm
KT = Kleiner Turm
— vertikaler Sehwinkel
---- horizontaler Sehwinkel
Pfeile: Dressurabstand zum jeweiligen Turm bei der Serie 4KMR/P6.

Die Lokalisation des Sollpunktes dürfte den Bienen besser gelingen, wenn sie sich bevorzugt anhand der kleinen, nahen Türme orientieren, die eine grössere Bewegungs-
parallaxe erzeugen - was sie auch tatsächlich taten (Abb. 24).

b) Die Rolle des Azimutwinkels

Die Bienen haben jedoch nicht nur die Distanz zu jedem nahen Turm gemessen (sonst würden sie rund um jede einzelne Marke suchen), sondern sie halten zudem die erlernte Distanz zu beiden Kleinen Türmen gleichzeitig ein. Bei dieser Leistung könnte den Bienen die Verwendung des Dressurazimutwinkels (vergl. II.7) eine Hilfe bieten. Auf die Frage, ob die Bienen diesen Winkel kennen und verwenden, soll folgender Versuch (AZV) Antwort geben: Durch Zusammenrücken der beiden Kleinen Türme wurde bei gleichbleibendem Abstand vom Sollpunkt der Azimutwinkel zwischen ihnen auf 54° verkleinert. Der Mittlere und der Riesenzyylinder verblieben in der Dressuraufstellung. Durch diese Anordnung wurden die Parameter "Distanz" und "Azimutwinkel" in Konkurrenz gesetzt. Abb. 26 und 27 zeigen eindeutig, dass sich die Bienen in dieser Situation anhand des Azimutwinkels orientieren: Die höchste Reaktionsdichte liegt in dem Feld (A), in

Abb. 26: Verteilung der Reaktionsdichte bei Verkleinerung des Abstandes zwischen den Kleinen Türmen
(Seite 71) S = Sehwinkel - Sollpunkt, A = Azimutwinkel-Sollpunkt der beiden Kleinen Türme. N=1066.

Abb. 27: Versuchsanordnung wie Abb. 26: Einzelbild-Analyse der Filmaufnahmen (18 Bilder/sec).
→ : Sehwinkel - Sollpunkt
→ : Azimutwinkel - Sollpunkt der zusammengerückten Kleinen Türme.
(Seite 71)

Abb. 26

100 mm

Abb. 27

100mm

dem die Kleinen Türme nun unter dem Dressurazimutwinkel erscheinen ($d_A = 16.2\%$, dagegen am Sehwinkelsollpunkt S: $d_S = 5.2\%$. Beide Werte sind mit $p < 0.001$ hochsignifikant verschieden, D-Test). Das Ausmass der dabei entstandenen Verringerung der Distanz wird von den Bienen toleriert.

Wie beim Test mit den getrennten Turmgruppen (2.2.1a) werden auch hier bestimmte Teile der Markenkonfiguration bevorzugt zur Orientierung verwendet. Die Bienen wählen nicht den Punkt, der bezüglich Seh- und Azimutwinkel den Sollpunkt des unveränderten Teiles der Markenkonstellation (Mittlerer Turm und Riesenturm) darstellt (Feld S). Sie suchen vielmehr einen neuen Ort in der Nähe der beiden Kleinen Türme auf, womit sie die Veränderung dieses von ihnen besonders beachteten Teiles bezüglich des Azimutwinkels korrigieren.

c) Die Rolle des Sehwinkels bei der Distanzmessung

Im Test mit den getrennten Turmgruppen (2.2.1a) würde die Kenntnis der Bewegungsparallaxe und des Azimutwinkels zum Auffinden des Sollpunktes der beiden Kleinen Türme genügen. In den früher beschriebenen Testarten RSW und RSW-T (2.1.2a und b) wurde jedoch gezeigt, dass die Bienen auch die Sehwinkel der Marken erlernt haben: Dort hielten sie einen grösseren Abstand zu den Riesentürmen ein. Da die durch diese Türme erzeugte Bewegungsparallaxe in der Dressursituation nie entstanden ist, mussten sich die Bienen in dieser Situation an den Sehwinkeln orientiert haben.

Welche Rolle den Sehwinkeln nach Erlernen der hier beschriebenen Dressuranordnung zukommt, soll mit dem folgenden Test untersucht werden: Vier gleiche Riesentürme wurden im Viereck so angeordnet, dass am Mittelpunkt der Konfiguration (Dressursollpunkt) die Seh- und Azimutwinkelverhältnisse denjenigen bei der Dressur entsprachen (Abb. 28).

Auch bei dieser Anordnung trat nirgends die parallaxtische Bildverschiebung auf, wie sie in der Dressursituation durch die Kleinen, besonders beachteten Türme hervorgerufen wurde.

Abb. 28 und 29 zeigen das Testresultat: Die Dichteverteilung ist völlig symmetrisch mit einer hohen Konzentration in der Mitte ($d_F = 7.8\%$, $d_Q = 43.8\%$). Dieses Ergebnis kann nicht allein aufgrund der Azimutwinkelgleichheit der 4 Türme untereinander zustande gekommen sein, wie ein entsprechender Versuch zeigt, in dem bei gleicher Aufstellung 4 Kleine Türme geboten wurden (Abb. 30): Nun nähern sich die Bienen den einzelnen Marken in gleicher Weise wie im analogen Versuch der Serie 4 (DRP, Abb. 12b). Aus diesen Ergebnissen geht hervor, dass die Distanz von den Bienen sowohl anhand des Sehwinkel als auch anhand der Bewegungsparallaxe gemessen werden kann.

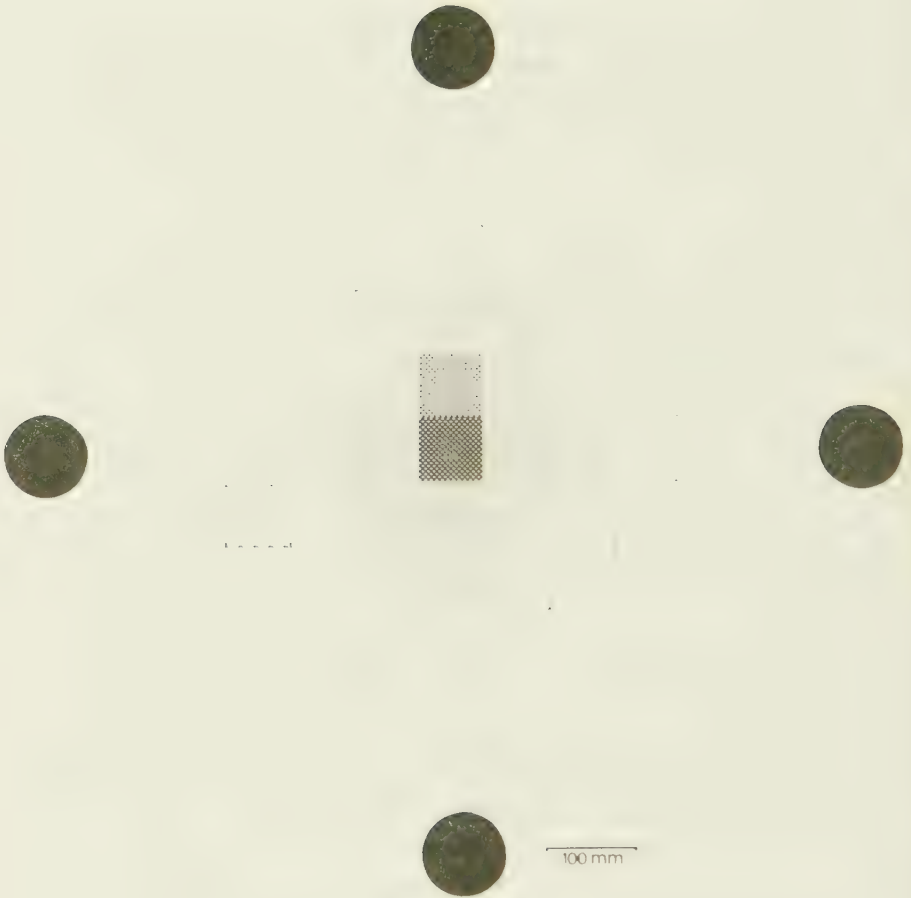


Abb. 28: Verteilung der Reaktionsdichte im Test mit vier Riesentürmen (Serie 4KMR/P6). Alle Türme erscheinen am Dressursollpunkt unter dem Dressursehwinkel. N=859.

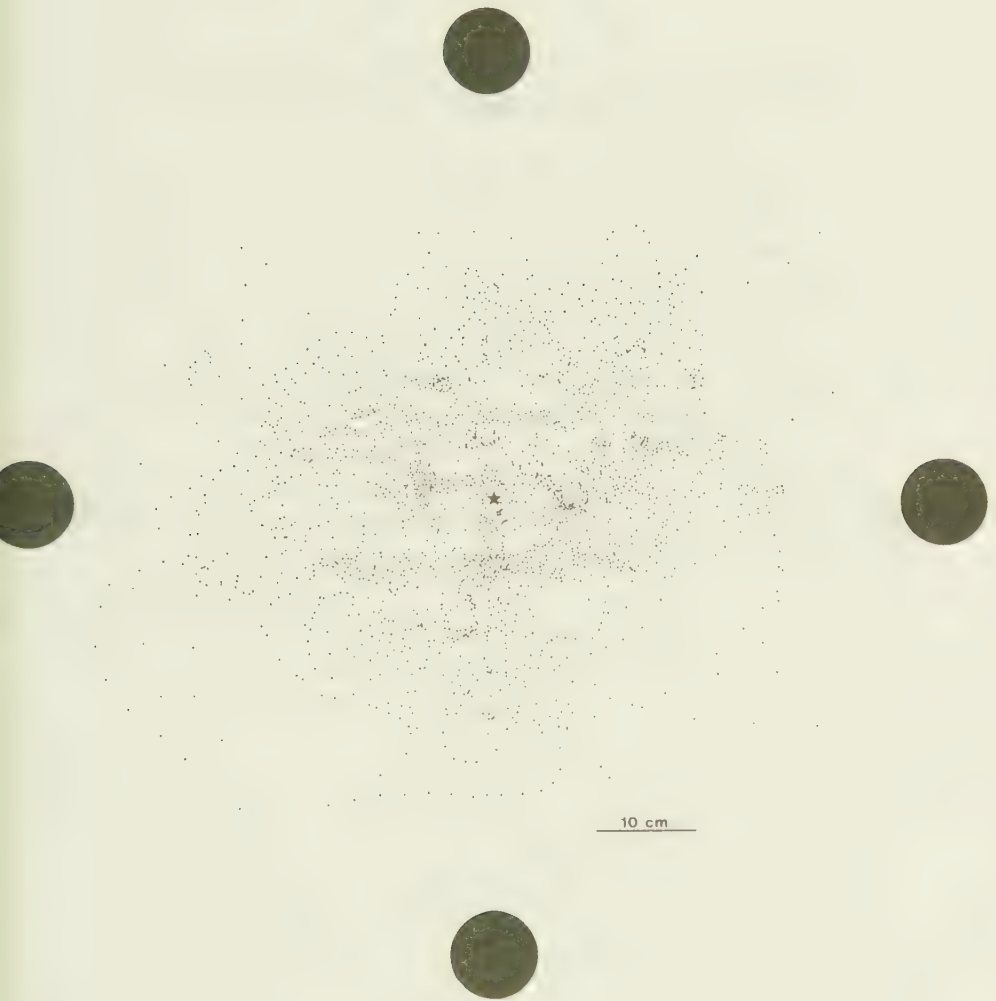


Abb. 29: Testanordnung wie Abb. 28. Einzelbild-Analyse der
Filmaufnahmen (18 Bilder/sec).
Stern: Dressursollpunkt, an dem die Seh- und
Azimutwinkel mit jenen in der Dressursituation
übereinstimmen.

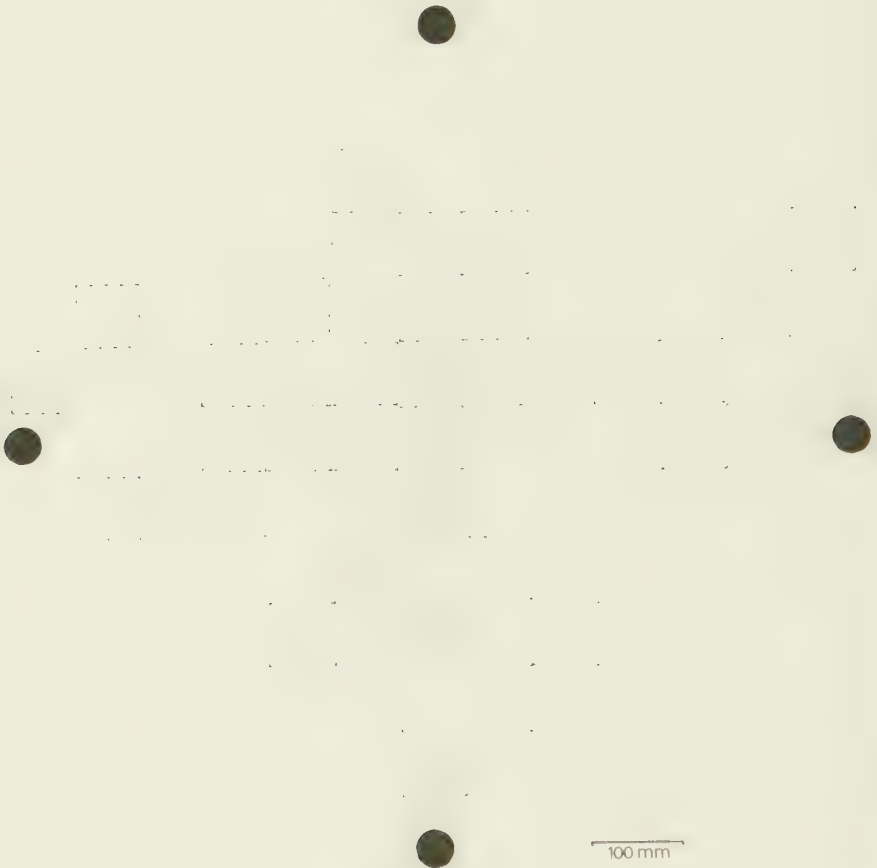


Abb. 30: Verteilung der Reaktionsdichte im Test mit vier
Kleinen Türmen im Abstand des Riesenturmes (Se-
rie 4KMR/P6). Vergleiche dazu Abb. 28.
N=571.

2.2.2. Dressur auf Zylinder gleicher Entfernung, aber unterschiedlicher Grösse und Sehwinkel

In der im folgenden beschriebenen Serie wurden die Bienen mit einer Situation konfrontiert, bei welcher es ihnen schwer möglich war, den Sollpunkt anhand der Sehwinkelgrösse und/oder der Bewegungsparallaxe zu finden.

Die Dressuranordnung bestand aus vier verschieden grossen Türmen (RT, MT, KT, MI, vgl. Tab. 1), die den Belohnungs-ort in symmetrischer Anordnung und in gleicher Distanz (30 cm) umgaben (Serie 4SWD/P12). An diesem erschienen sie unter verschiedenen Sehwinkeln (vgl. Tab. 2). Die Photographie auf Seite 9, Abb. 1) zeigt die Turmanordnung dieser Dressur. Auch bei dieser Serie wurde der Tisch nicht gedreht.

Ein Kontrolltest ohne Marken (Abb. 31) verdeutlicht auch hier die unzureichende Lokalisationshilfe, die die Umgebungsmarken bieten.

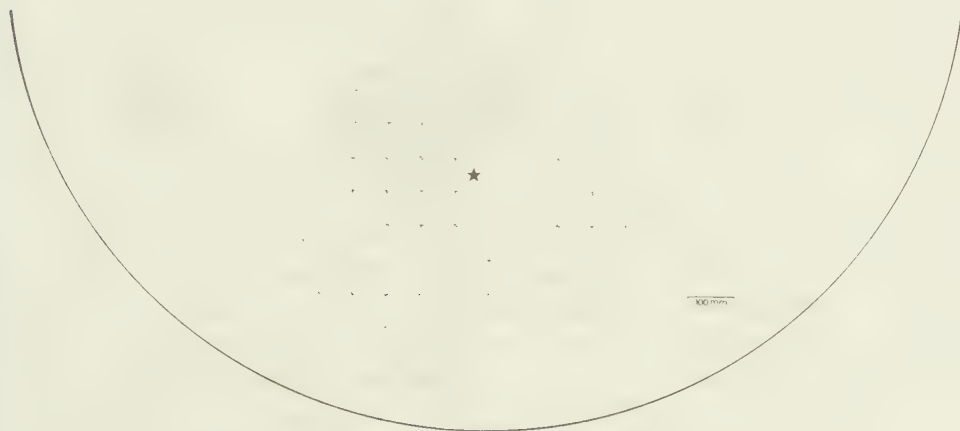


Abb. 31: Ergebnis der Null - Tests der Serie 4SWD/P12.
Stern: Sollpunkt während der Dressur.
N=728.

In Abb. 32 ist das Dressurergebnis dargestellt. Die Suchreaktionen verteilen sich ziemlich regelmässig um den Sollpunkt. In dieser Situation müssten die Bienen, wenn sie sich nur anhand der Sehwinkel und der Bewegungsparallaxe orientieren wollten, die Reihenfolge der vier unterschiedlich grossen Türme erlernen. Während des Suchfluges müssten sie in jedem Moment die Grössen und Parallaxen von mindestens zwei Türmen vergleichen, um die eigene Position eindeutig bestimmen zu können. Eine einfachere Möglichkeit wäre, sich anhand des Azimutwinkels, d.h. anhand des retinalen Abstandes beider Türme, zu orientieren (siehe dazu auch 3.2.2).

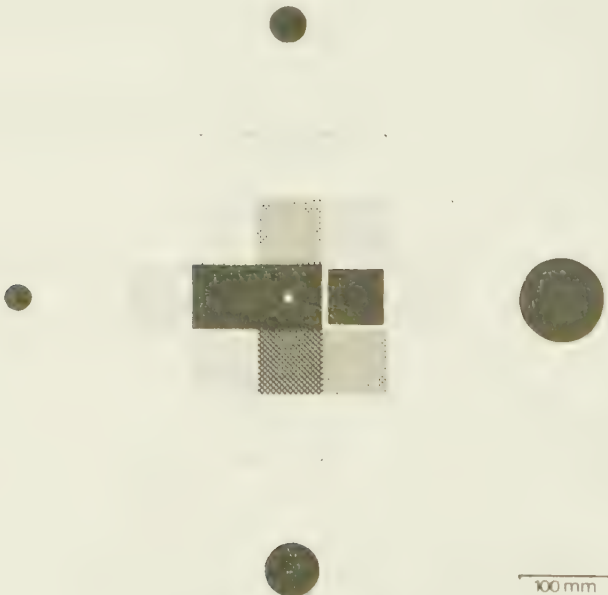


Abb. 32: Ergebnis der Lerntests bei Dressur auf vier verschiedene Türme, die alle im gleichen Abstand vom Belohnungsort geboten werden (Serie 4SWD/P12).
Stern: Sollpunkt.
N=513.

Folgender Versuch (Testart AZV) soll zeigen, ob die Bienen von dieser Möglichkeit Gebrauch machen: Bei unverändertem Abstand vom Sollpunkt wurden je zwei Türme so eng zusammengedrückt, dass sie Azimutwinkel von 35° einschlossen. Aus den beiden möglichen Turmkombinationen ergaben sich zwei Varianten des Tests. Dicht vor jedem Turmpaar liegt nun ein Feld (A, siehe Abb. 33), an dem die zugehörigen Türme die Dressurazimutwinkel von 90° bilden. Die Grössenzunahme der horizontalen und vertikalen Sehwinkel kann der Abb. 34 entnommen werden.

Abb. 35 a und b zeigen die Turmaufstellungen sowie die Ergebnisse dieser Versuche. Aus den beiden Darstellungen geht deutlich hervor, dass die Bienen nicht einheitlich im mittleren Bereich um den Dressursollpunkt (konstante Dressursehwinkel) wählen. Die höchsten Dichten konzentrieren sich jedoch auch nicht immer um die Felder mit den erlernten Azimutwinkeln: Dies ist nur bei der Turmgruppe I (siehe Abb. 33 a) deutlich der Fall, bei der Gruppe III (Abb. 33 b) etwas weniger deutlich. Vor den beiden anderen Turmgruppen (II und IV) sind die Reaktionsdichten diffuser verteilt.

Die statistische Ueberprüfung dieser Ergebnisse wurde folgendermassen durchgeführt: Die Werte von jeweils 5 den Sehwinkel-Sollpunkt S (=Dressursollpunkt) einschliessenden Feldern (Abb. 33a und b) und von je 4 Feldern mit den Azimutwinkel-Sollpunkten A wurden pro Test zusammengefasst und die normierten Reaktionsdichten miteinander verglichen (D-Test). Eine signifikante Differenz zwischen den Besetzungen des Sehwinkel-Sollbereiches und eines der beiden Azimutwinkel-Sollbereiche ergibt sich bei den Turmgruppen I und III, aber nicht bei den Turmgruppen II und IV (Gruppenbezeichnungen und p-Werte siehe Abb. 33a und b).

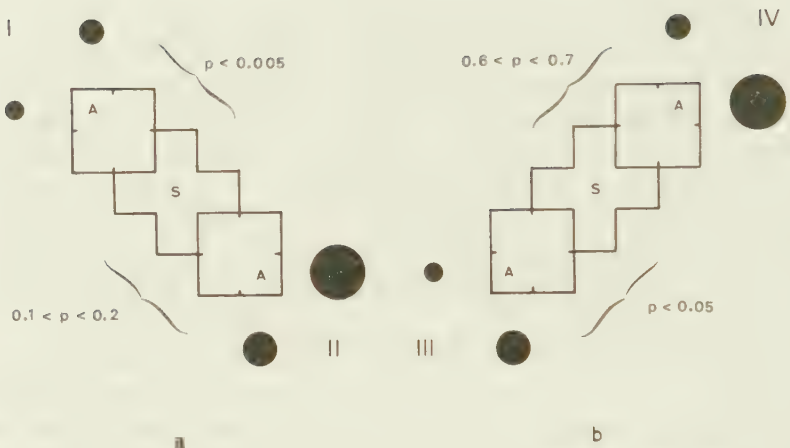


Abb. 33: Definition der betrachteten Bereiche um den Sehwinkel-Sollpunkt (S) und um die Azimutwinkel-Sollpunkte (A) bei paarweise zusammengeschobenen Türmen, Kombinationen a und b, Serie 4SWD/P12.
I - IV : Turmgruppierungen
P - Werte: Ergebnisse des statistischen Vergleichs (D - Tests).

	(MI)	(KT)	(RT)	(MT)	Turmsymbol
(S)	18°	30°	55°	42°	vertikal
	6°	8°	18°	11°	horizontal
(A)	41°	58°	78°	69°	vertikal
	14°	19°	41°	28°	horizontal

Abb. 34: Vertikale und horizontale Sehwinkel am Sehwinkel-Sollpunkt (S) und am Azimutwinkel-Sollpunkt (A) bei paarweise zusammengeschobenen Türmen in der Serie 4SWD/P12.



Abb. 35: Verteilung der Reaktionsdichte bei der Testart der Serie 4SWD/P12 nach paarweisem Zusammenrücken benachbarter Türme. Aus den beiden möglichen Paarkombinationen ergeben sich die Anordnungen a) (N=554) und b) (N=473). Veränderung der Sehwinkel gegenüber der Dressursituation siehe Abb. 34.

Die deutliche Wahl vor der Turmgruppe I im Bereich des Feldes A lässt sich durch die dort entstandenen Sehwinkel der beiden nächststehenden Türme erklären: In dieser Gruppe stimmen die Sehwinkelgrössen des kleinsten ("Miniturm") und des Kleinen Turmes ziemlich genau mit jenen des Mittleren und des Riesenturmes in der Dressursituation überein (vgl. Abb. 34). Die letzteren beiden Türme stehen in der Dressur nebeneinander, jedoch in umgekehrter Reihenfolge. Vor der Turmgruppe III fällt die Entscheidung nicht ganz so eindeutig für den Azimutwinkel-Sollbereich aus. Zu dieser Gruppe gehören der Miniturm und der Mittlere Turm. Der erste erscheint am Feld A wiederum etwa unter dem Dressursehwinkel des Mittleren Turmes, der zweite um 14° höher und um 10° breiter als der Riesenturm in der Dressursituation. Die Grössenfolge stimmt mit der erlernten überein.

Das Verhalten der Bienen in diesen beiden Situationen zeigt, dass sie den Azimutwinkel (vgl. II.7.) erlernt haben und zur Orientierung verwenden. Bei den Turmgruppen I und III ruft die Wahl des durch den Azimutwinkel bestimmten neuen Sollpunktes keinen Konflikt mit den Sehwinkeln hervor: Diese stimmen mit solchen überein, die bereits in der Dressursituation vorgekommen waren. Bei den Turmgruppen II und IV, in denen der Riesenturm steht, tritt der Azimutwinkel mit der Sehwinkelgrösse in Konkurrenz: Der Riesenturm erscheint vom Azimutwinkel-Sollpunkt aus viel grösser (vertikaler Sehwinkel 78° , horizontaler Sehwinkel 41°) als irgendein Turm vom Sollpunkt aus zuvor erschienen war. Deshalb wird eine grössere Distanz zu ihm eingehalten.

Die Bienen scheinen demnach eine gewisse Kenntnis der Grösse der aufgetretenen Sehwinkel (oder zumindest deren maximalen Wert), nicht aber ihre Reihenfolge erlernt zu

haben. Die Vertauschung der Reihenfolge (vgl. Turmgruppe I) hindert die Bienen nicht daran, den Azimutwinkel-Sollpunkt korrekt zu wählen.

3. Der Einfluss von Landmarken aus der Umgebung der Apparatur

Bei den Versuchen, bei denen der Tisch nach jedem Besuch der Bienen gedreht wurde, konnte am Anfang einer jeden Dressur ein besonderes Verhalten der Bienen beobachtet werden: Bei ihrer Rückkehr vom Stock zur Versuchsapparatur flogen sie immer in einem Bogen über denjenigen Tischteil, auf welchem beim vorangegangenen Besuch die Nahmarkenanordnung gestanden hatte. Dieses Verhalten lässt vermuten, dass die Bienen bei der Suche nach der Futterstelle nicht allein die Nahmarkenkonstellation als Orientierungshilfe verwenden: Landmarken aus der Umgebung der Apparatur könnten einen Hinweis für die allgemeine Suchrichtung liefern.

Dass ferne Geländemarken am Auffinden des Futterplatzes beteiligt sind, wurde bereits von VON FRISCH (1965, S. 331-333, 341-350) und von HOEFER und LINDAUER (1975) beschrieben. Auch andere Hymenopteren, der Bienenwolf Philanthus triangulum (VAN BEUSEKOM, 1948), die Grabwespe Bembix rostrata (VAN IERSEL, 1975) und die Grabwespe Ammophila campestris (BAERENDS, 1941) verwenden Horizontmarken zum Auffinden ihres Nesteinganges auf der Erdoberfläche.

Im folgenden soll untersucht werden, ob die Bienen ferne Umgebungsmarken auch während der Suche innerhalb der Turmanordnung zur Lokalisation des Sollpunktes verwenden.

3.1 Vergleiche zweier gleicher Dressuren unter und ohne Ausschluss der Umgebungsmarken

3.1.1 Dressur mit vier gleichen Zylindern

Bei den Serien 2 - 8 wurde durch das Drehen des Tisches eine mögliche Beteiligung der umstehenden Landmarken an der Orientierung ausgeschlossen (vgl. 2.1). Zur Untersuchung der Rolle der Umgebungsmarken bei der Nahorientierung wurde die Serie 4 (Dressur mit 4 Türmen) mit allen zugehörigen Testarten (vgl. 2.1.2 a, b) wiederholt, jedoch blieb bei dieser neuen Serie 4/P6 der Tisch unbewegt, womit die Turmanordnung eine konstante räumliche Beziehung zur Umgebung behielt. Die Verteilung der Suchreaktionen in den einzelnen Testarten zeigen die Abb. 36 bis 41. Die berechneten Reaktionsdichten für die definierten Areale sind in Tab. 4 zusammengestellt.

In der Dressursituation (Abb. 36) sind die d_F - und die d_Q -Werte höher als in der Serie 4, der Unterschied ist jedoch statistisch nicht gesichert (Tabelle 4). Keinen signifikanten Unterschied weisen ebenfalls die d_Q -Werte der DRP-T-Testarten mit einem versetzten Turm und der RSW-T-Testarten mit einem ebenfalls in vergrößerter Distanz gebotenen Riesenturm auf (Abb. 37 a und b).

In der DRP-T-Testart (Abb. 38 a) mit zwei versetzten Türmen näherten sich die Bienen diesen auf dieselbe Distanz wie in der Serie 4 (Abb. 17b). Der Bereich um den Dressursollpunkt wurde jedoch gegenüber dem Vergleichstest vermehrt gewählt.

In der RWS-T-Testart mit zwei sehinkelgleich erscheinenden Riesentürmen (Abb. 38 b) sind die d_Q -Werte gleich, jedoch unterscheiden sich die Verteilungen innerhalb der Areale Q

Testart	Serie 4				Serie 4/P6				p-Wert
	d _F	d _Q	d _{GO}	d _K	d _F	d _Q	d _{GO}	d _K	
	[%]				[%]				
Lerntest	12.8±4.9 65.9±9.4				15.7±6.9 71.7±8.0				0.2<p<0.3 ¹⁾ 0.1<p<0.2 ¹⁾
RSW	25.8 58.8				46.4 79.7				p < 0.001 ²⁾ p < 0.001 ²⁾
DRP	10.0 58.0				13.7 53.9				0.05<p<0.1 ²⁾ 0.1<p<0.2 ²⁾
RSW-T ^{I)}	49.7				49.6				0.8<p<0.9 ²⁾ p < 0.001 ³⁾ *
DRP-T ^{I)} I) mit zwei Türmen in vergrößerter Distanz	29.7				44.2				p < 0.001 ²⁾ p < 0.001 ³⁾ *
RSW-T ^{II)} DRP-T ^{II)} II) mit einem Turm in vergrößerter Distanz	68.1 58.7				72.5 56.5				0.1<p<0.2 ²⁾ 0.5<p<0.6 ²⁾

1) t-Test

2) χ^2 2x2 Tafel

3) χ^2 2x10 Tafel

* p-Wert gültig für die Verteilung der Reaktionsdichte innerhalb des Areal Q

Tabelle 4: Vergleich der Reaktionsdichten zwischen entsprechenden Testarten der Serien 4 und 4/P6.

signifikant: Im Test der Serie 4/P6 ist die Dichteverteilung um den Sollpunkt annähernd symmetrisch, während im entsprechenden Test der Serie 4 eine stärkere Annäherung an die beiden in der Dressursituation belassenen Türme zu beobachten war (Abb 18b).

Auch in der DRP-Testart (Abb. 39) suchten die Bienen nahe bei den versetzten Dressurtürmen wie im entsprechenden Test der Serie 4 (Abb. 12b), was in den übereinstimmenden Dichten im Areal K (vgl. Abb. 5c) zum Ausdruck kommt (Tab 4). In der RSW-Testart (Abb. 40) dagegen konzentrieren sich die Suchreaktionen der Bienen deutlich stärker im mittleren Bereich der Anordnung als im Test der Serie 4 (Abb. 13b).

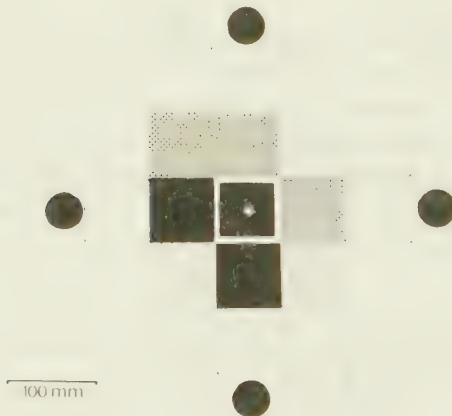


Abb. 36: Ergebnis der Lerntests der Serie 4/P6, N=854, Stern: Sollpunkt.

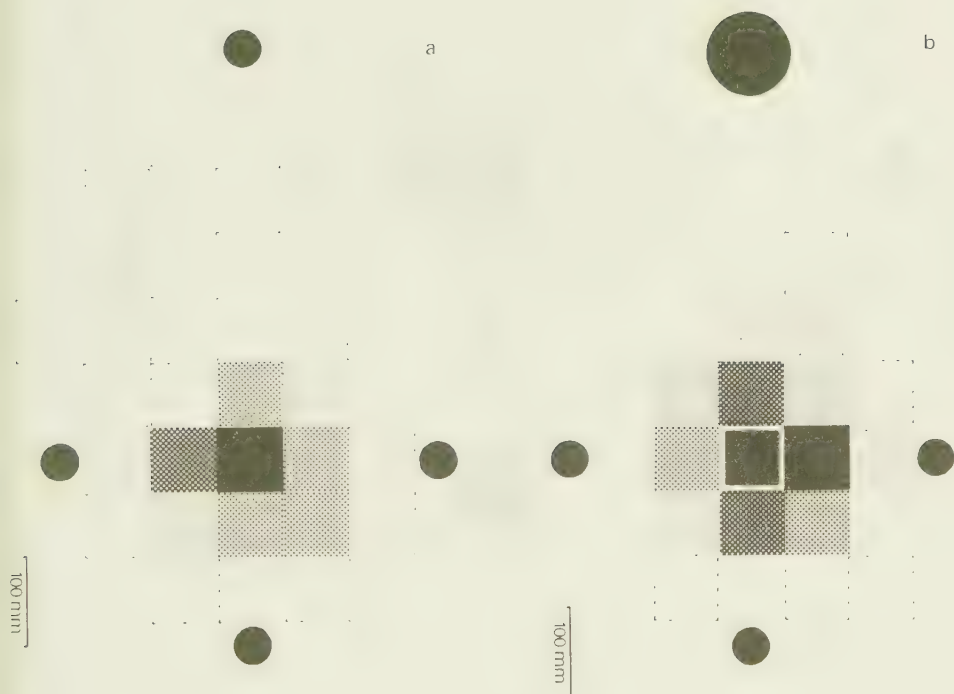


Abb. 37: Verteilung der Reaktionsdichte bei Vergrößerung des Abstandes einer der vier Nahmarken vom Sollpunkt.
 Serie 4/P6.
 a) Testart DRP-T, N=735,
 b) Testart RSW-T, N=501.



Abb. 38a

(Legende
Seite 89)

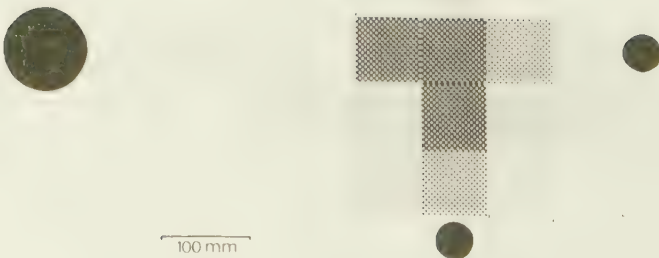


Abb. 38b

(Legende
Seite 89)

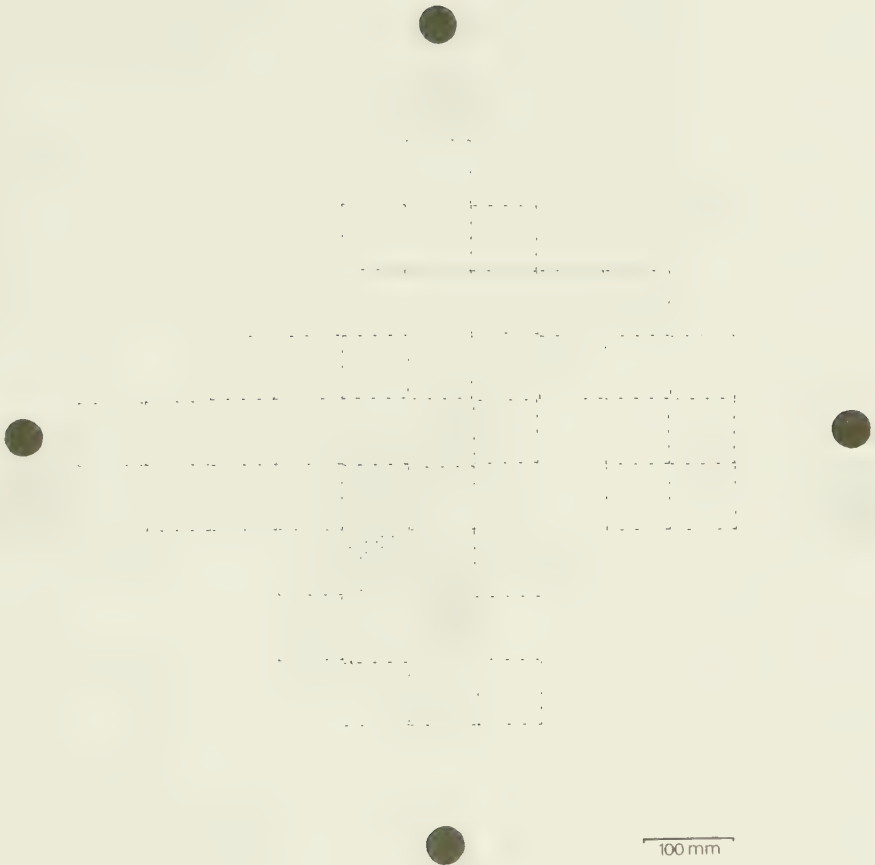


Abb. 39: Verteilung der Reaktionsdichte bei Vergrößerung des Abstandes aller Türme vom Sollpunkt. Serie 4/P6, Testart DRP, N=746.

Abb. 38: Verteilung der Reaktionsdichte bei Vergrößerung des Abstandes zweier der vier Nahmarken vom Sollpunkt. Serie 4/P6.

(Seite 88) a) Testart DRP-T, N=640,
b) Testart RSW-T, N=668.

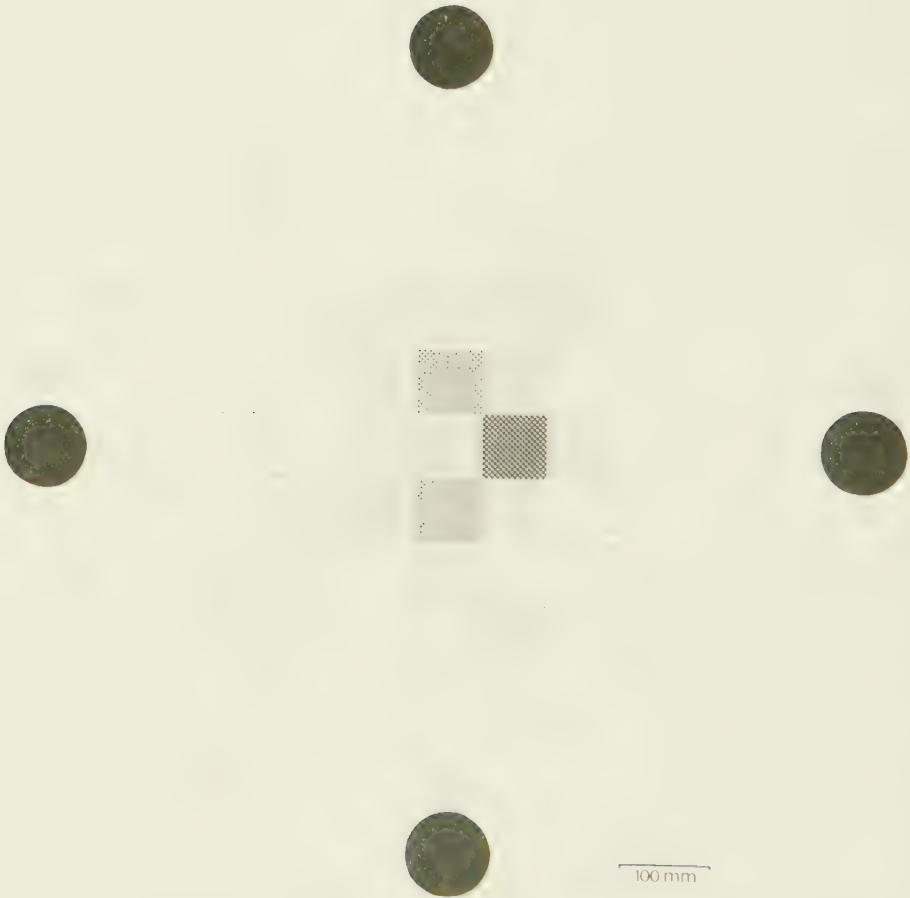


Abb. 40: Testanordnung wie Abb. 39, Marken jedoch durch Riesentürme ersetzt, die unter dem Dressursehwinkel erscheinen . Serie 4/P6, Testart RSW.
N=739.

Diese Ergebnisse zeigen, dass die Umgebungsmarken die Orientierung der Bienen zu verbessern vermögen, solange durch die Veränderung der Nahmarkenkonstellation kein neuer Sollpunkt definiert wird (Lerntest, Testarten RSW, und RSW-T). Wird jedoch eine Konfliktsituation zwischen Umgebungssollpunkt und Nahmarkensollpunkt geschaffen (Testarten DRP und DRP-T, bei denen der Dressursollpunkt immer auch der Sollpunkt bezüglich der Umgebungsmarken war), dann bestimmen die nahen und nicht die fernen Marken die Entscheidungen der Bienen.

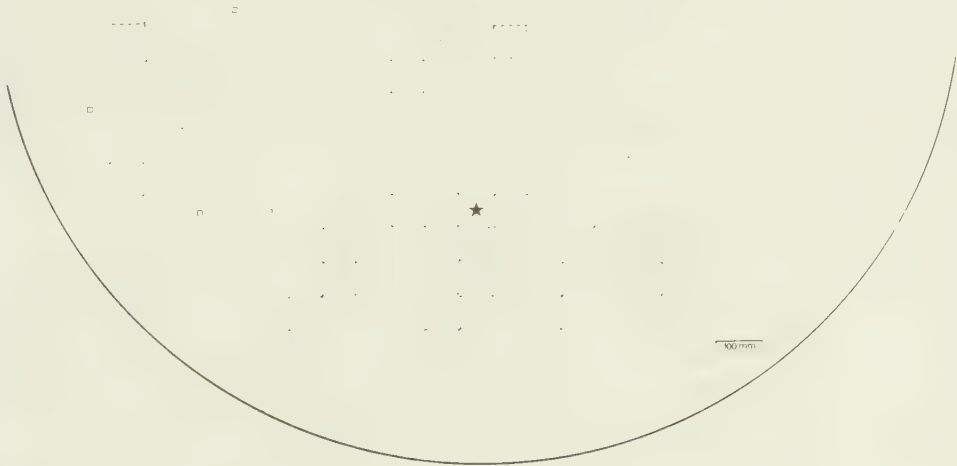


Abb. 41: Ergebnis der Null-Tests bei der Serie 4/P6.
Stern: Sollpunkt während der Dressur.
N=531.

Eine Lokalisation des Sollpunktes anhand der Umgebungsmarken allein ist den Bienen nicht möglich, wie auch das Ergebnis der Null-Tests (Abb. 41) in Uebereinstimmung mit den Ergebnissen der Null-Serien (Abb. 9) zeigt.

Auch dann, wenn Umgebungsmarken eine zusätzliche Hilfe bieten können, verwenden die Bienen zur genauen Lokalisation des Sollpunktes die erlernten Seh- und Azimutwinkel der gebotenen Nahmarken in derselben Weise wie unter 2.1.2 a und b beschrieben.

Die Bevorzugung der Nahmarken zur Lokalisation im engen Bereich ist leicht verständlich: Wegen der grossen Entfernung der Umgebungsmarken verändern sich deren Seh- und Azimutwinkel kaum und können deshalb über den momentanen Aufenthaltsort der Biene keine genaue Auskunft geben. Die Nahmarken dagegen verschieben, vergrössern und verkleinern sich vor diesem konstanten Hintergrund und stellen so eine reizwirksamere Orientierungshilfe dar.

3.1.2 Dressur mit vier verschiedenen Zylindern

In Kapitel 2.2.2 wurde auf die erschwerte Orientierung bei unterschiedlichen Sehwinkeln der Nahmarken hingewiesen. Es konnte gezeigt werden, dass sich die Bienen in einer solchen Situation an den Azimutwinkeln der Türme orientieren können. Der Frage, ob Umgebungsmarken an dieser schwierigen Orientierungsleistung vermehrt beteiligt sind, dient folgender Versuch: Die Dressur 4SWD/P12 wurde wiederholt, wobei diesmal durch ständiges Drehen des Tisches der Einfluss von Umgebungsmarken ausgeschaltet wurde (Dressur 4SWD). Wie Abb. 42 zeigt, ist die Orientierung der Bienen deutlich schlechter als bei der

Dressur 4SWD/P12 (Abb. 32). Die Bienen wählen die Mitte (den Sollpunkt) nicht häufiger als die anderen Felder innerhalb der Turmkonfiguration, obwohl dort die Azimutwinkel immer gleich geblieben sind.

Anscheinend lernen die Bienen den Azimutwinkel im Sinne eines retinalen Abstandes zweier Türme als Teil eines Gesamtbildes, bei dem Umgebungsmarken mit einbezogen sind (siehe dazu Kapitel 2 der Diskussion). Auf die Beteiligung von Umgebungsmarken können die Bienen nur dann verzichten, wenn die Nahmarkenkonstellation genügend Information zur Lokalisation des Sollpunktes bietet (z.B. aufgrund der Sehwinkel oder der Bewegungsparallaxe, vgl. 2.1 und 2.2.1).

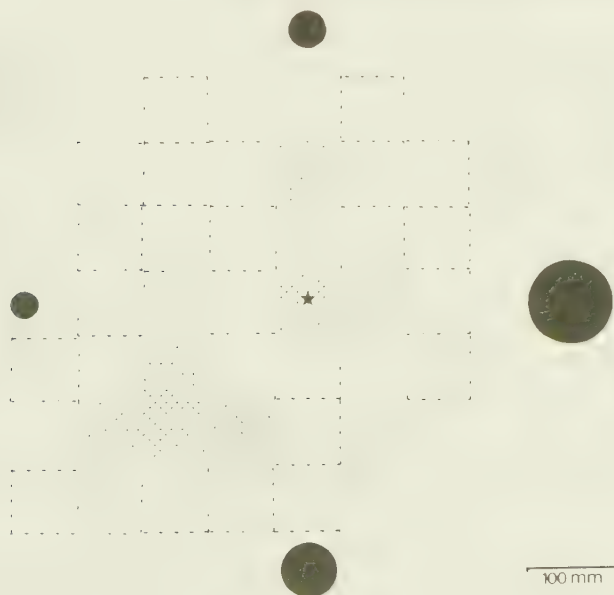


Abb. 42: Ergebnis der Lerntests bei Dressur auf vier verschiedene Türme, die alle im gleichen Abstand vom Belohnungsort geboten werden. Im Unterschied zu der Serie 4SWD/P12 (Abb. 32) ist die Beteiligung der Umgebungsmarken durch Drehen des Tisches ausgeschaltet.
Stern: Sollpunkt. N = 589.

3.2 Variation der räumlichen Beziehung zwischen Nah- und Fernmarken

Die Ergebnisse des vorangegangenen Kapitels lassen die Schlussfolgerung zu, dass die Bienen die Umgebungsmarken auch bei der Suche innerhalb der Nahmarkenanordnung als Lokalisationshilfe verwenden können. Anhand der folgenden Versuche, bei welchen die Dressurpositionen einzelner Türme oder ganzer Markenkonfigurationen gegenüber dem Hintergrund verändert wurden, soll untersucht werden, ob die Bienen eine Beziehung zwischen Nah- und Fernmarken herstellen.

3.2.1 Rotation der Nahmarkenkonfiguration um 45°

Die Dressurkonfigurationen der Serie 4/P6 (Abb. 36) und der Serie 4KMR/P6 (Abb. 23) wurden jeweils um 45° um ihren Sollpunkt gedreht, womit Horizontabschnitte, die in der Dressursituation durch Türme "besetzt" waren, frei und andere, bisher sichtbare Abschnitte verdeckt wurden.

Abb. 43 a und b zeigen die Ergebnisse der beiden Testarten: Die Bienen suchen zwar immer noch hauptsächlich innerhalb der Turmanordnung, jedoch sind die Felder höchster Dichte von der Mitte zu den Kleinen Türmen hin verschoben. Dagegen halten die Bienen zum Mittleren und zum Riesenturm (Versuch 4KMR/P6) wie in der Dressursituation einen grösseren Abstand ein. In beiden Versuchen zeigt der Vergleich mit dem Ergebnis der entsprechenden Lerntests eine Verminderung der Reaktionsdichte am Sollpunkt und im Areal Q (Tab. 5).

Die Verschlechterung der Orientierung weist darauf hin, dass die Bienen die Position der Nahmarken vor einer bestimmten Stelle der Hintergrundkulisse erlernt haben und diese Richtungsbeziehung zum Auffinden des Sollpunktes verwenden. Die Distanzmessung dagegen wird durch den veränderten Hintergrund weniger beeinflusst, wie das Verhalten gegenüber dem Mittleren und dem Riesenturm zeigt.



Abb. 43: Verteilung der Reaktionsdichte nach Rotation der Dressuranordnung um 45° .
Stern: Sollpunkt bei der Dressur.
a) Serie 4/P6, N=550,
b) Serie 4KMR/P6, N=422.

	d _F [%]	p	d _Q [%]	p
Serie 4/P6				
Lerntest	16.6	p < 0.001 ¹⁾	71.9	p < 0.001 ¹⁾
45°-Rotation	3.8		41.3	
Serie 4KMR/P6				
Lerntest	8.8	p < 0.001 ¹⁾	59.8	p < 0.001 ¹⁾
45°-Rotation	2.8		31.7	

1) χ^2 2x2 Tafel

Tabelle 5: Vergleich der d_F - und d_Q -Werte zwischen Lerntest und 45°-Rotation bei den Serien 4/P6 und 4KMR/P6.

3.2.2 Rotation der Nahmarkenkonfiguration um 180° und Vertauschung einzelner Zylinder

Bei den nun folgenden beiden Testarten der Serien 4KMR/P6 und 4SWD/P12 blieb die Ausrichtung der Türme wie in der Dressursituation erhalten, doch in allen vier Richtungen erschienen andere Türme.

Im ersten Versuch wurde die 4KMR/P6-Anordnung (vgl. Abb.23) um 180° um ihren Sollpunkt gedreht. Damit blieb die Reihenfolge der Türme unverändert, und nach wie vor erschienen diese am Dressursollpunkt schwinkelgleich.

Abb. 44 zeigt das Ergebnis dieses Versuchs: Die Verteilung der Suchreaktionen weicht von derjenigen in der Dressursituation ab. Die Felder höchster Dichte liegen zwar immer noch innerhalb des Areals Q, jedoch befindet sich das Maximum nicht mehr am Sollpunkt (siehe Tab. 6). An diesem Punkt

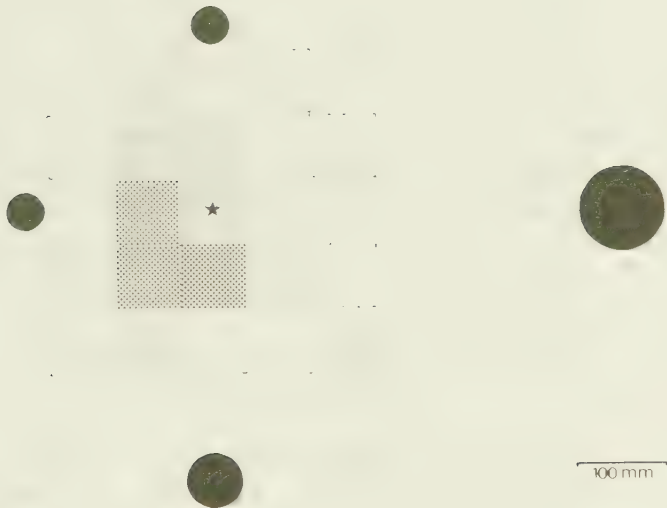


Abb. 44: Verteilung der Reaktionsdichte nach Rotation der Dressuranordnung um 180° (Serie 4KMR/P6).
Stern: Sollpunkt bei der Dressur.
N=1041.

unterscheiden sich jedoch weder die Sehwinkel der Türme, noch deren Ausrichtung gegen den Hintergrund von der Dressursituation. Der einzige Grund, die Veränderung zu bemerken, könnte in den neuen bewegungsparallaktischen Verschiebungen der einzelnen Türme relativ zum Hintergrund liegen.

	d_F [%]	p	d_Q [%]	p
Serie 4KMR/P6				
Lerntest	8.8	$p < 0.005^1)$	59.8	$p < 0.001^1)$
180°-Rotation	5.5		43.8	
Serie 4SWD/P12				
Lerntest	12.9	$p < 0.001^1)$	70.3	$p < 0.001^1)$
Turmvertauschung	2.6		32.5	

1) χ^2 2x2 Tafel

Tabelle 6: Vergleich der d_F - und d_Q -Werte zwischen Lern-test und 180°-Rotation bzw. Turm-Vertauschung bei den Serien 4KMR/P6 und 4SWD/P12.

Beim zweiten Versuch wurden alle vier Türme der Dressur-anordnung 4SWD/P12 (vgl. Abb. 32) gegeneinander ausge-tauscht, so dass sie am Punkt dressurgleicher Azimutwinkel (Dressursollpunkt) in allen vier Richtungen unter neuen Schwindeln erschienen. Die Distanz von diesem Punkt blieb dieselbe wie in der Dressursituation.

Auch bei dieser Testanordnung unterscheidet sich das Er-gebnis (Abb. 45 und Tab. 6) von dem der Lerntests:

Die Reaktionsdichte in Richtung des Kleinen Turms ist er-höhht. An dessen Stelle hatte während der Dressur der Rie-senturm gestanden, welcher sich als auffällige Marke gegen den in dieser Richtung wenig gegliederten Hintergrund ab-hob (Abb. 46). Am Ort, wo jetzt der Riesenturm steht, befand sich während der Dressur der kleinste Turm. Um die erlernten Schwindelverhältnisse bezüglich dieser beiden Türme wieder annähernd zu erreichen, müssen sich die Bienen dem kleinen Turm nähern und sich vom grossen Turm entfernen. Dies tun sie auch tatsächlich. Die Schwindel der beiden

anderen Zylinder unterscheiden sich dort, wo die Bienen hauptsächlich wählen, nicht wesentlich von denjenigen in der Dressursituation.

Dieses Testergebnis legt nahe, dass die Bienen eine gewisse Kenntnis des Schwinkels in Bezug auf die Umgebung erlangt haben: Den Sollpunkt erkennen die Bienen daran, dass Nahmarken bestimmter Grössen an bestimmter Stelle des Panoramas erscheinen. Wenn dies der Fall ist, stimmen auch die Azimutwinkel (vgl. II.7) mit den erlernten überein.

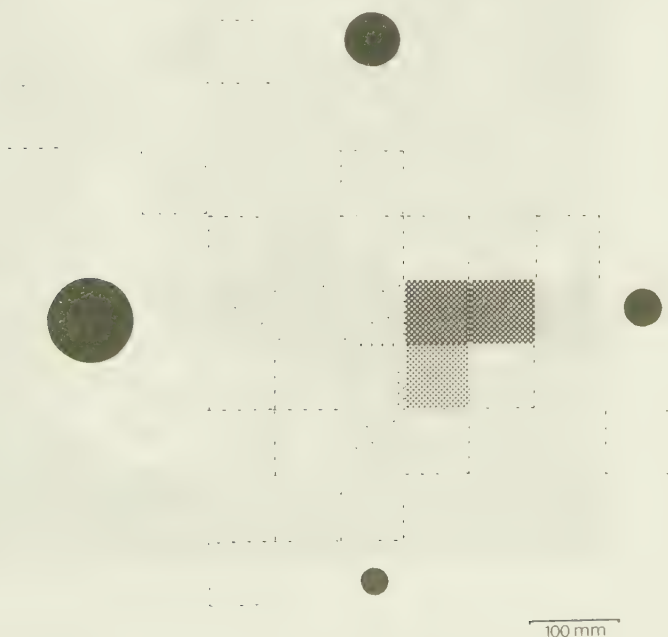


Abb. 45: Verteilung der Reaktionsdichte nach Vertauschung aller Türme (Serie 4SWD/P12).
N=422.

Die Bienen verbinden also bestimmte Parameter der Nahmarken mit einem bestimmten Aussehen des Hintergrundes: Sehwinkel und Bewegungsparallaxe der Marke werden vor diesem Hintergrund erlernt.



Abb. 46: Turmaufstellung der Dressur bei der Serie 4SWD/P12.
Aufnahme mit einem Fischaugen-Objektiv (Nikon,
Nikkor 180°, Auto 1:2.8, f=8mm) vom Belohnungsort aus.

3.2.3 Translation der Nahmarkenkonfiguration

Die Dressuranordnungen der beiden Serien 4KMR/P6 und 4SWD/P12 wurden bei konstanter Turmausrichtung um jeweils dieselbe Distanz (70cm) in den benachbarten Tischbereich versetzt, so dass der Sollpunkt denselben Abstand von der Tischmitte behielt. Da beide Serien in unterschiedlicher Umgebung durchgeführt worden waren (Serie 4KMR/P6 am Standort 1977/78, Serie 4SWD/P12 am Standort 1978), ergaben sich für beide Translationen unterschiedliche Veränderungen der Hintergrundverhältnisse.

Die Abb. 47a und b zeigen die Ergebnisse der beiden Versuche: Die Verteilung der Suchreaktionen in der 4KMR/P6-Trans-

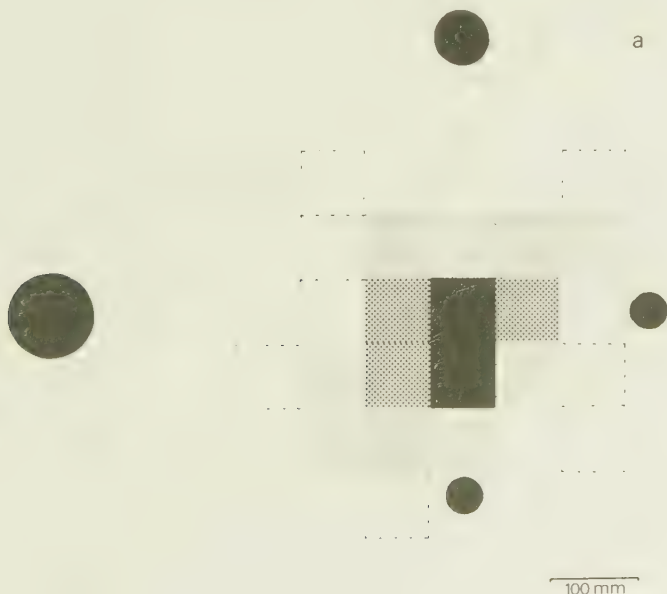


Abb. 47: Verteilung der Reaktionsdichte nach Translation der Dressuranordnung um 70cm.
a) Serie 4KMR/P6, am Standort 1977/1978, N=391.

lation (Abb. 47a) entspricht derjenigen in der Dressursituation (Abb. 23). Die Dichten im Areal Q unterscheiden sich nicht signifikant (Lerntest $d_Q = 59.8\%$, Translation $d_Q = 60.4\%$, $0.7 < p < 0.8$, χ^2 2x2 Tafel).

In der 4SWD/P12 Translation (Abb. 47b) dagegen sind die Felder höchster Dichte innerhalb der Markenkonfiguration in Richtung Sollpunkt der Dressur (bezüglich der Umgebung) verschoben. Zudem treffen die Bienen auch Entscheidungen ausserhalb der Anordnung in derselben Richtung (Lerntest $d_Q = 70.3\%$, Translation $d_Q = 31.3\%$, $p < 0.001$, χ^2 2x2 Tafel).

Diese unterschiedlichen Ergebnisse können zwei verschiedene Ursachen haben: Einerseits stellen die Dressursituationen unterschiedliche Anforderungen, andererseits bilden die Umgebungsmarken an den beiden Standorten jeweils einen anderen Hintergrund:

Für die Dressur mit den Türmen unterschiedlicher Sehwinkel wurde gezeigt, dass die Bienen vermehrt auf die Unterstützung durch die Umgebungsmarken angewiesen sind (siehe 3.1.2). Zudem konnten die Geländemarken bei dieser Serie mit ihrem stärkeren Gliederungsgrad und ihrem z.T. geringeren Abstand vom Tisch mehr Anhaltspunkte zur Lokalisation des Sollpunktes bieten als die Umgebungsmarken am anderen Standort (Serie 4KMR/P6). Abb. 48a,b veranschaulicht diesen Sachverhalt.

b

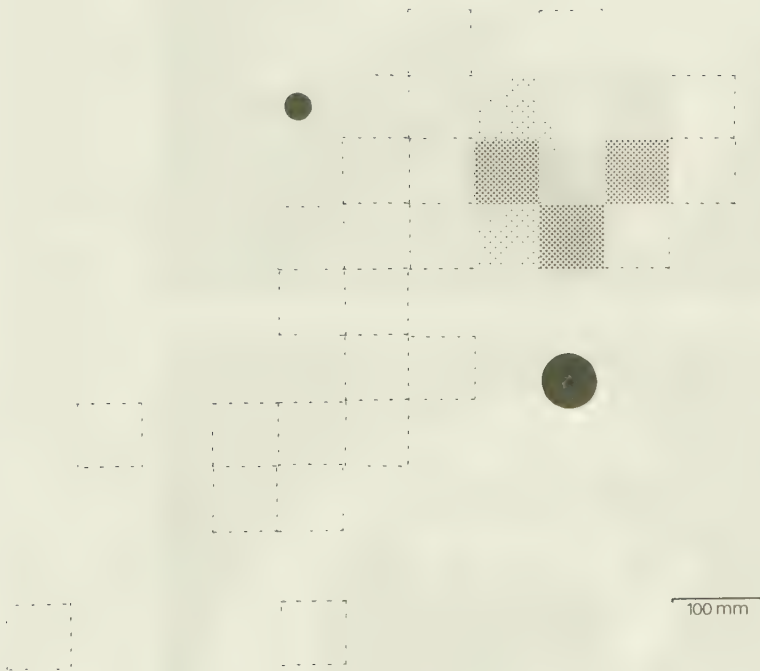


Abb. 47: Verteilung der Reaktionsdichte nach Translation der Dressuranordnung um 70cm.
b) Serie 4SWD/P12, am Standort 1979, N=571.

Abb. 48: Fischaugen-Panoramabilder der Umgebung der Versuchsanordnung, von der Mitte der Tischfläche aus aufgenommen. Die Zahlenangaben beziehen sich auf die jeweilige Entfernung (in Metern) der Basis der Geländemarke vom Objektiv.
(siehe Seite 104) a) Standort 1977/78,
b) Standort 1979.



Abb. 48a

(Legende
Seite 103)



Abb. 48b

(Legende
Seite 103)

3.2.4 Dressur mit einem einzelnen Zylinder

Schliesslich wurde den Bienen eine Dressursituation geboten, bei welcher der Sollpunkt nicht eindeutig definiert war: Als Marke diente ein einziger Turm (4cm x 16cm). Mit Hilfe des Sehwinkels und/oder der Bewegungsparallaxe eines Einzelzylinders können die Bienen höchstens die Distanz abschätzen; die zur Ortsbestimmung notwendige zugehörige Richtung muss jedoch anhand anderer Parameter gemessen werden. Sofern keine Richtungsbestimmung möglich ist, sollten die Bienen in einem ringförmigen Bereich um den Turm suchen.

Bei diesem Versuch blieb die Apparatur unbewegt. Der Belohnungsort befand sich in 20cm Abstand von der Marke. Während der Lernphase zeigte das Suchverhalten der Bienen, dass zwar Richtung und Distanz der Futterquelle grob bestimmt werden können, dass jedoch mit fortlaufender Anzahl Lernakte kein zunehmender Lernerfolg eintritt (vgl. Abb. 49). Als Kriterium für den Lernerfolg wurden ausser den Suchreaktionen im Areal Q auch diejenigen in einem erweiterten Areal G berücksichtigt, das den Sollpunkt bogenförmig im Dressurabstand umgab (siehe Abb. 50).

Das Dressurergebnis nach 80 Lernakten ist in Abb. 51 dargestellt: Die höchste Reaktionsdichte liegt in der korrekten Richtung zum Sollpunkt.

Aus diesem Resultat muss geschlossen werden, dass die Bienen neben der Nahmarke weitere Orientierungshilfen verwenden. Vermutlich dienen auch hier als Richtungsgeber die umstehenden Landmarken. Diese allein reichen jedoch zur genauen Lokalisation nicht aus, wie aus dem Ergebnis der Null-Tests (ohne Turm) hervorgeht (Abb. 52).

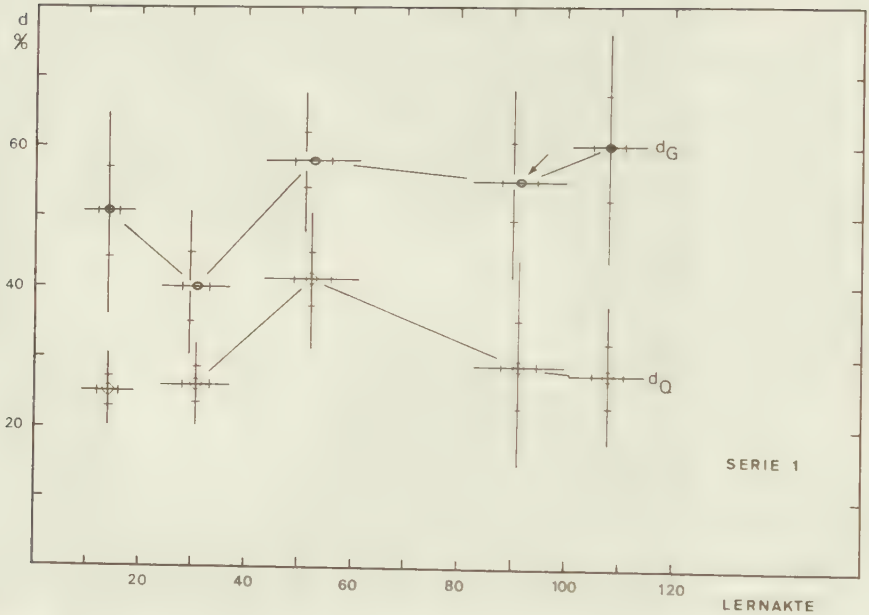


Abb. 49: Lernkurve der Dressur mit einem einzelnen Turm.
 d : Reaktionsdichte,
 d_Q : Reaktionsdichte im Areal Q,
 d_G : Reaktionsdichte im Areal G, Definition des
Areal G siehe Abb. 50.

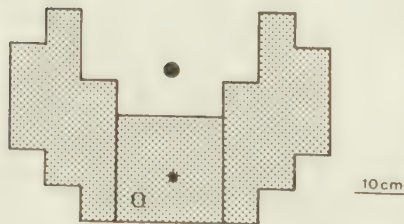


Abb. 50: Definition des Areal G bei der Dressur mit einem
einzelnen Turm. Das Areal G beinhaltet das Areal Q
und umfasst den bogenförmigen Bereich um den Dressur-
turm, in dem die Suchreaktionen liegen, die in Soll-
Distanz ausgeführt wurden. Stern: Sollpunkt.

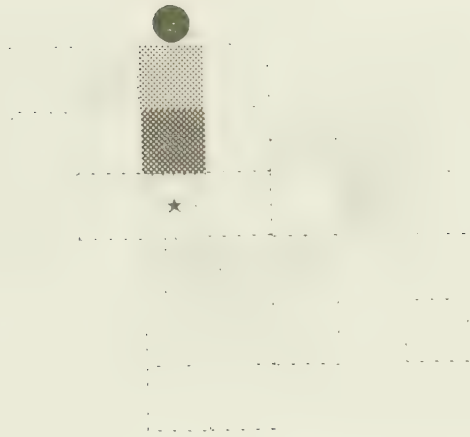


Abb. 51: Ergebnis der Lerntests nach Dressur mit einem einzelnen Turm (nach 80 Lernakten). Stern: Sollpunkt. N=904.

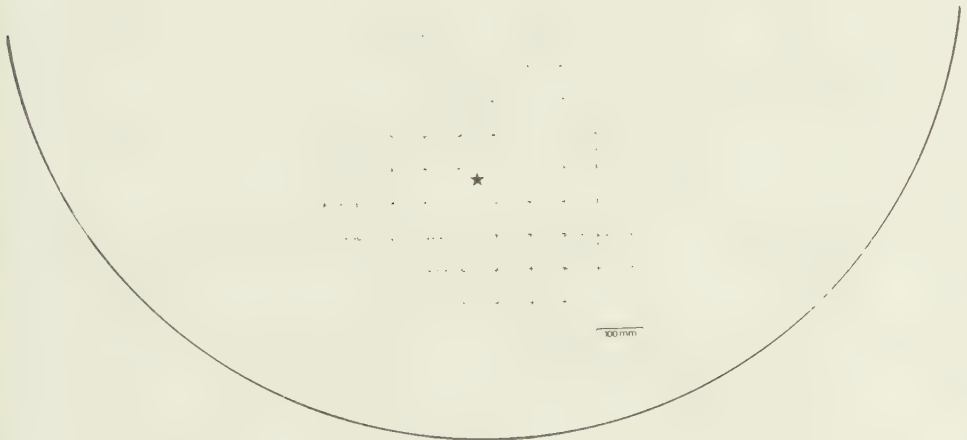


Abb. 52: Ergebnis der Null-Tests nach Dressur mit einem Turm (nach 80 Lernakten). Stern: Sollpunkt während der Dressur. N=751.

Die in diesem Kapitel beschriebenen Versuche zeigen, dass die Bienen bei der Nahorientierung die umgebenden Geländemarken in Kombination mit den Nahmarken erlernen und bei der Lokalisation berücksichtigen. Die Sehwinkelgrösse der Nahmarke und ihre durch Bewegungsparallaxe erzeugte retinale Verschiebung werden in Beziehung zu den Hintergrundmarken gesetzt. Der Distanzbestimmung im Nahbereich dienen die Nahmarken: Ihre Reizparameter (Grösse und Entfernung) lassen eine genauere Messung zu als diejenigen der Fernmarken. Auf die Sollrichtung kann die Biene - sofern sie nicht anhand der Azimutwinkel zwischen den Türmen bestimmt werden kann - aus dem Zusammenwirken von Nah- und Fernmarken schliessen.

4. Untersuchungen der Flugbahn

Bei den bisher beschriebenen Untersuchungen diente die räumliche Verteilung der Suchreaktionen (vgl. II.5.1) als Kriterium zur Beurteilung der Orientierungsleistung der Bienen. Diese Verteilung erwies sich als abhängig von der jeweiligen Anordnung der Nahmarken. Ein weiteres Kriterium soll im folgenden die Betrachtung von Filmaufnahmen des Flugweges liefern, welchen die Bienen zwischen den Suchreaktionen ausführen.

Für diese Untersuchung wurde die Testart DRP der Serie 4 (vgl. 2.1.2 a, Abb. 12b) und die Testart mit den vier Riesentürmen der Serie 4KMR/P6 (vgl. 2.2.1 c, Abb. 28) gewählt, da sich bei diesen beiden Versuchen deutlich unterschiedliche Verteilungen der Suchreaktionen ergeben hatten. Die Einzelbild-Analyse beider Versuche soll der Klärung folgender Fragen dienen:

- Welche Formen nehmen die Flugbahnen an, und welche Beziehung besteht zwischen Flugrichtung und Ausrichtung der Körperlängsachse ?
- Lassen sich die unterschiedlichen Verteilungen der Suchreaktionen mit Unterschieden im Flugverhalten korrelieren ?

4.1 Suchelemente

Die Einzelbildanalyse des Suchfluges zeigt gradlinige Flugstrecken, zwischen denen vielfach gewundene Wegabschnitte liegen, die bei verlangsamer Geschwindigkeit zurückgelegt werden und häufige Richtungswechsel zeigen. Dabei entstehen immer wiederkehrende typische Bahnformen, die eine Charakterisierung des gesamten Suchfluges ermöglichen. Im folgenden werden diese Bahnformen "Suchelemente" genannt. In Abb. 53 sind die typischen Suchelemente zusammengestellt. Neben dem Bahnverlauf wird die Orientierung der Körperlängsachse angegeben. Sie weist nicht in Flugrichtung, sondern bildet mit dieser einen bestimmten Winkel (siehe dazu 4.3).

Das einfachste Suchelement ist ein Bogen (Abb. 53a,b): Die Biene kehrt, manchmal nach verringerter Geschwindigkeit vor der Wendung, in dieselbe Richtung zurück, aus der sie gekommen ist. Der Bogen kann sehr schmal sein (b) und sogar eine Kreuzung der eigenen Spur aufweisen (c). Die Form c wird als "Schleife" bezeichnet (siehe unten).

Aus zwei oder drei Bogen zusammengesetzt sind S- oder doppelte S-Linien (d,e). Bei diesen stehen die Körperachsen meist noch steiler zur Flugrichtung als beim einfachen Bogen.

Ein "Zickzackflug" (f,g) besteht aus mehr als drei, oft sehr unregelmässigen Bogen. Nach der Zickzacklinie fliegt die Biene häufig in ihrer Grundrichtung weiter (f).

Etwas seltener können auch "Seitenschwünge" beobachtet werden (h,i). Diese sind kurze Unterbrechungen des gestreckten Fluges, die durch einen seitlichen Bogen verursacht werden.

Beträgt der Bogen dagegen mehr als 180° und überkreuzen sich damit die Flugbahnen, entstehen runde oder langgezogene Schleifen von geringem oder grösserem Durchmesser (k,l). Je nach Stellung der Längsachse zur Flugrichtung erfolgen dabei kurze Rückwärtsflüge.



Abb. 53 (Legende Seite 111)



Abb. 53: Charakteristische Flugbahnen beim Versuch mit den Riesentürmen der Serie 4KMR/P6 (R) und beim Versuch DRP der Serie 4 (D) (vgl. 4.). Die Position der Bienen ist alle 56 (R) bzw. alle 42 (D) msec eingezeichnet.

Der Punkt deutet den Kopf, die Linie die Körperachse der Biene an (Länge nicht massstabsgetreu).
Pfeile: Richtung zu den 4 Zylindern,
Zahl : Entfernung in cm vom Ursprungspunkt der Pfeile zum nächsten Turm.

- a,b : Bogen,
- d,e : S- bzw. Doppel-S-Linien,
- f,g : Zickzackflüge,
- h,i : Seitenschwünge,
- c,k,l : Schleifen.

4.2 Abhängigkeit der Flugbahn von der Nahmarkenkonstellation

Durch Verringerung der Fluggeschwindigkeit und mehrfache Richtungswechsel während der charakterisierten Suchelemente ergibt sich ein längerer Aufenthalt am selben Ort als bei gestrecktem Flug. Dies lässt vermuten, dass die Bienen ihre Position gegenüber den Nahmarken bevorzugt während des Ausführens des Suchelements prüfen. Damit erhebt sich die Frage nach einem Unterschied zwischen den verschiedenen Elementen in den beiden untersuchten Testarten (bei welchen ja verschiedene Türme geboten wurden, vgl. 4.), und zwar sowohl bezüglich ihrer räumlichen Verteilung als auch bezüglich ihrer Häufigkeit.

4.2.1 Räumliche Verteilung der Suchelemente

Zur Ermittlung der räumlichen Verteilung der Suchelemente wurden ihre jeweiligen Distanzen zum Mittelpunkt der Anordnung (Dressursollpunkt, vgl. II.7) gemessen und pro Testart der Mittelwert dieser Distanzen berechnet.

Für den Versuch der Serie 4KMR/P6 betrug die mittlere Entfernung $\bar{d}$ der Suchelemente vom Dressursollpunkt $\bar{d}=14.7 \pm 7.2$ cm ($n=45$), für den Versuch DRP $\bar{d}=25.0 \pm 9.3$ cm ($n=39$). Beide Werte unterscheiden sich signifikant voneinander ($p < 0.001$, t-Test). Abb. 54 veranschaulicht diese Verhältnisse. Die Streuungsbereiche der beiden Mittelwerte sind durch die schattierten Flächen wiedergegeben (vgl. dazu auch die Distanzangaben der Suchelemente in Abb. 53. Die dort abgebildeten Elemente wurden jedoch nicht aufgrund ihrer Lage, sondern aufgrund ihrer typischen Form ausgewählt).

Die räumliche Verteilung der Suchelemente steht somit in guter Übereinstimmung mit der Verteilung der Suchreaktionen (vgl. Abb 12b und Abb. 28). Allerdings zeigt das Filmprotokoll beim Test der Serie 4KMR/P6 nur wenige Suche-

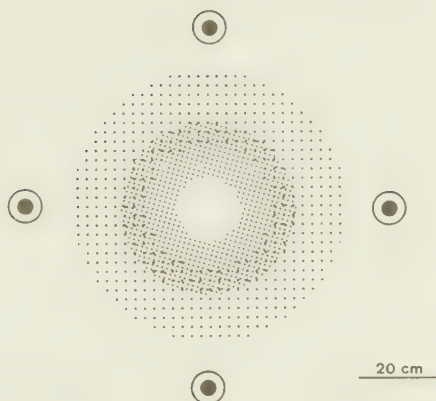


Abb. 54: Räumliche Verteilung der nach Abb. 53 definierten
Suchelemente in den Versuchen mit den 4 Riesentür-
men bzw. mit den 4 Kleinen Türmen (vgl.4).
Streuungsbereiche der mittleren Entfernung vom Mit-
telpunkt der Anordnung:
Versuch mit den Riesentürmen (○): Dichte Punktterg.
Versuch mit den Kl. Türmen (●): Lockere Punktterg.

mente im Bereich des Dressursollpunktes, während an die-
ser Stelle eine hohe Reaktionsdichte gemessen worden war.
Dieser Unterschied könnte durch zwei Gründe bedingt sein:
Entweder durch die unterschiedliche Grösse der Stichproben
(zur Ermittlung der Reaktionsdichte wurden neun Einzeltests
ausgewertet, der Einzelbild-Analyse dienten nur zwei, etwa
gleichlange Tests) oder dadurch, dass die Bienen die
Übereinstimmung mit der Dressursituation in diesem Bereich,
wo die Seh- und Azimutwinkel den erlernten entsprachen,
sofort erkannten, ohne ihre Position während engen Flug-
schleifen überprüfen zu müssen.

4.2.2 Unterschiedliche Häufigkeit der verschiedenen Suche- elemente bei verschiedenen Testarten

Für die beiden in diesem Kapitel betrachteten Testarten (vgl.4.) wurde weiter die relative Häufigkeit der verschiedenen Suche-
elemente bestimmt (Tab.7). Da die Einteilung in verschiedene
Suchelemente aufgrund qualitativer Formkriterien erfolgte
(vgl. 4.1), sind die in der Tabelle angegebenen relativen Häu-
figkeiten als Näherungswerte zu betrachten.

Suchelement	Zahl der Elemente: Versuch der Serie 4KMR/P6	Relative Häufigkeit [%]	Zahl der Elemente: Versuch der Serie 4	Relative Häufigkeit [%]
Bogen	24	34	12	18
S- und Doppel-S Linien	13	18	9	13
Seitenschwung	6	8	2	3
Zickzacklinie	2	3	11	16
Schleife mit Ueberkreuzung	22	31	23	34
Andere	4	6	11	16
Total	71	100	68	100

Tabelle 7: Absolute und relative Häufigkeiten der Suche-
elemente. Beschreibung siehe 4.1 .

Alle Elemente kommen in beiden Testarten vor. Beim Versuch der
Serie 4KMR/P6 überwiegen jedoch die einfacheren Formen (Bogen,
S- und Doppel-S-Linien, Seitenschwung); kompliziertere Formen
wie die Zickzacklinie sind selten: Eine solche trat nur zwei-

mal und in wenig ausgeprägter Form auf. Zusätzlich sind bei dieser Testart alle Suchelemente ausgedehnter, d.h. die Bahnen erstrecken sich über eine grössere Fläche (vgl. z.B. Abb. 53a mit b. k und l sind bei dieser Testart seltene Ausnahmen von engräumig geflogenen Elementen). Dazwischen liegen längere Abschnitte gestreckter oder nur wenig gekrümmter Flugbahn. Letzteres spiegelt sich in der Frequenz der ausgeführten Elemente wieder: Im Versuch DRP der Serie 4 erfolgte ein Suchelement alle 1.2 s. (N=104), im Versuch der Serie 4KMR/P6 dagegen alle 1.9 s. (N=77).

Wenn sich die Bienen in Solldistanz bei den kleineren Dressurtürmen bewegen (dort befinden sich die meisten Suchelemente), erzeugen diese eine grössere retinale Bildverschiebung als die Riesentürme in deren Solldistanz. Dies ist auch in der geringeren Distanz der Fall, wo die meisten Suchelemente gefunden wurden. (vgl. auch Abb. 25: Die dort durch die Pfeile markierten Solldistanzen für die Kleinen Türme der Serie 4KMR/P6 gelten auch für die Kleinen Türme der hier beschriebenen Testart DRP der Serie 4). Falls die Bienen die Distanz zu den Türmen bevorzugt anhand der Bewegungsparallaxe messen, bedeutet dies, dass der Sollbereich bei jedem Kleinen Turm eine geringere Ausdehnung besitzt als jener der Riesentürme. Um sich möglichst lange in diesem Bereich aufzuhalten, müssen sich die Bienen bei den Kleinen Türmen möglichst langsam und in stärker verdichteten Bahnen bewegen als im relevanten Bereich der Riesentürme.

Die Abhängigkeit der Flugbahn von den Nahmarken drückt sich damit in Frequenz und räumlicher Verteilung der Suchelemente aus.

4.3 Räumliche Beziehung zwischen Körperachse und Flugbahn

Bei der Beschreibung der Suchelemente wurde auf die Ausrichtung der Körperachse während des Fluges hingewiesen: Sie zeigt nicht in Flugrichtung. Charakteristisch für alle Suchflüge der Bienen ist der "Schiebeflug" mit verringerter Geschwindigkeit. Bei diesem addiert sich zur Vorwärtsbewegung eine seitliche Komponente, so dass sich die Körperlängsachse jeweils in einem bestimmten Winkel zur Flugrichtung bewegt, was den Eindruck einer Parallelverschiebung des Körpers erzeugt.

Abb. 55 zeigt die Häufigkeit der auftretenden Winkel ψ zwischen Körperlängsachse und Flugrichtung. Sie entstammen der Auswertung

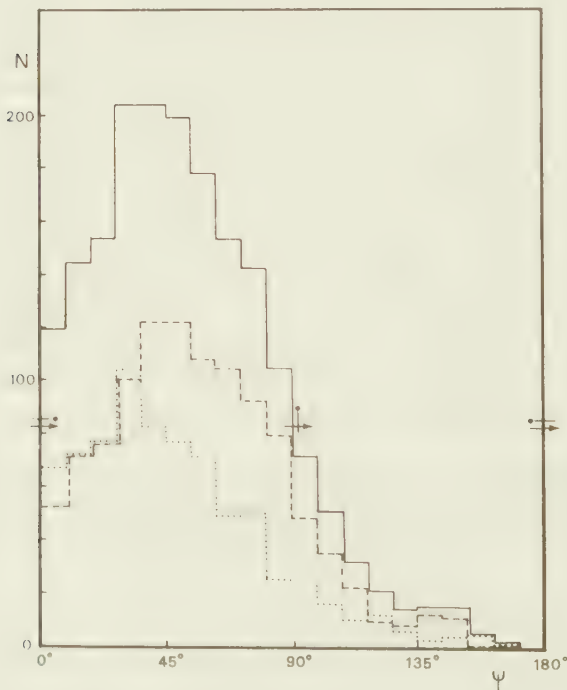


Abb. 55 (Legende Seite 117)

von Filmaufnahmen des Suchfluges zweier Bienen bei der Testart DRP der Serie 4 (vgl. 4.). Aus dieser Darstellung wird ersichtlich, dass bei einem beträchtlichen Teil des Suchfluges (12.4%) der Körper rechtwinklig (90°) zur Flugrichtung steht. Daneben treten alle anderen Werte (zwischen 0° und 180°) auf. Die häufigsten Werte für ψ liegen in beiden Fällen zwischen 27° und 63° .

Der Schiebeflug wird nicht nur bei gestreckter Bahn, sondern auch während des Richtungswechsels ausgeführt (Abb. 57). Um die Parallelversetzung des Körpers auch dann beibehalten zu können, muss die Biene den Winkel ψ immer wieder der Flugrichtung anpassen:

Die konstante Körperausrichtung (ϕ in Abb. 56) bedingt bei Aenderung der Flugrichtung (γ in Abb. 56) eine gleichzeitige Aenderung von ψ , da beide durch die Beziehung:

$$\gamma = \phi + \psi$$

verknüpft sind (Abb. 56). Dieser Zusammenhang wird durch den parallelen Verlauf der Kurven für γ und ψ demonstriert (Abb. 58). Abweichungen vom parallelen Verlauf sind durch Drehungen, d.h. durch Aenderung von ϕ bedingt (Abb. 58 und Abb. 57, jeweils Bilder 6-7, 39-40, 61-62). Die Drehungen drücken sich auch in einer Erhöhung der Winkelgeschwindigkeit aus (Abb. 58($\dot{\phi}$)).

Die meisten Richtungswechsel sind mit geringen Drehbewegungen verbunden (Abb. 53b, e-i; Abb. 59e und Abb. 60e ($\dot{\phi}$)). Suchelemente, die von einer grösseren Körperrotation begleitet sind, zeigt Abb. 59a-d: Die maximalen gemessenen Winkelgeschwindigkeiten liegen zwischen 800 und $1100^\circ/\text{s}$. (Abb. 60a-d ($\dot{\phi}$)).

Abb. 55: Häufigkeiten der Winkel ψ zwischen Körperlängsachse und Flugrichtung, gemessen anhand von Filmaufnahmen des Suchfluges von Versuch DRP der Serie 4 (ausgewertet wurden sowohl die Suchelemente als auch die dazwischenliegenden Verbindungsstrecken, 24 Bilder/s).

(Seite
116)

..... } 2 Einzelbienen
————— Summenkurve

Durch den Schiebeflug bei entsprechender Variation von ψ mit γ erzielt die Biene selbst bei mehrfachen Richtungswechseln eine mehr oder weniger konstante Ausrichtung ihrer Körperachse im Raum. Diese Stellung würde das zeitweise Fixieren einer oder mehrerer Nahmarken während dem Ausüben des Suchelements (während dessen die konstante Körperausrichtung mit einer geringen Ortsveränderung verbunden ist) ermöglichen. Die Voraussetzung für einen Fixationsvorgang wäre nicht gegeben, wenn die Körperlängsachse immer der Flugrichtung folgen würde oder ein konstantes $\psi \neq 0$ (trotz Schiebeflug) vorläge.

Die Frage, ob der Fixiervorgang tatsächlich stattfindet und welche Augenregion dafür in Frage käme, kann nicht mit Sicherheit beantwortet werden, da sich ein bestimmtes Suchelement nicht immer einer bestimmten Nahmarke zuordnen lässt und damit auch keine eindeutige Beziehung zwischen Nahmarke und Körperausrichtung hergestellt werden kann.

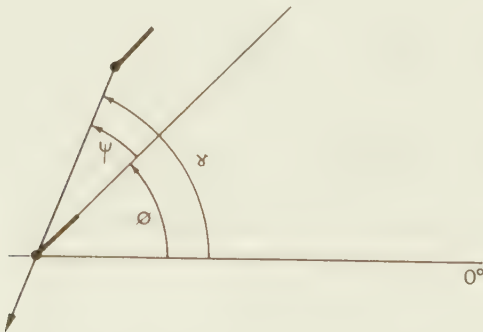


Abb. 56: Darstellung der geometrischen Beziehung im freien Flug der Biene (Biene symbolisch dargestellt).

- γ : Winkel zwischen Flugbahn und einer Bezugsrichtung (0°),
- ϕ : Winkel zwischen Körperachse und Bezugsrichtung,
- ψ : Winkel zwischen Körperachse und Flugrichtung.

Abb. 57 (Legende Seite 121)



Abb. 58 (Legende Seite 121)

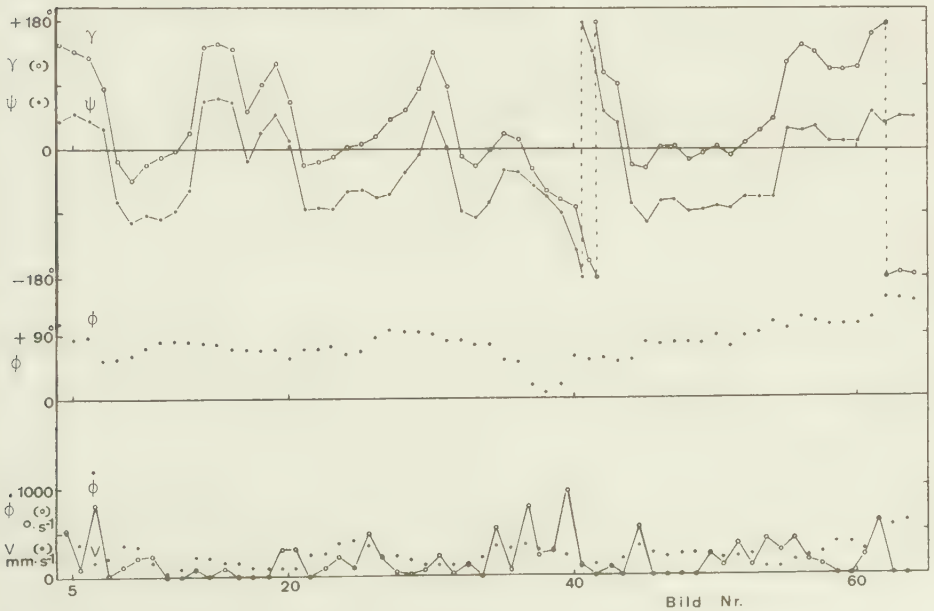


Abb. 59

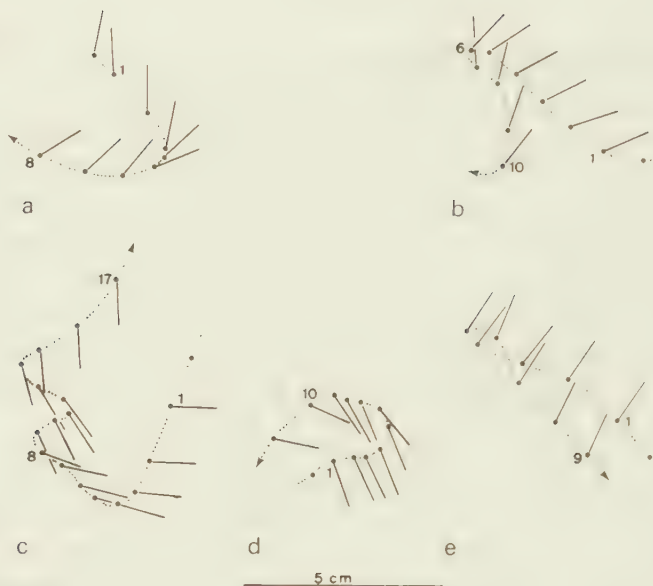


Abb. 60

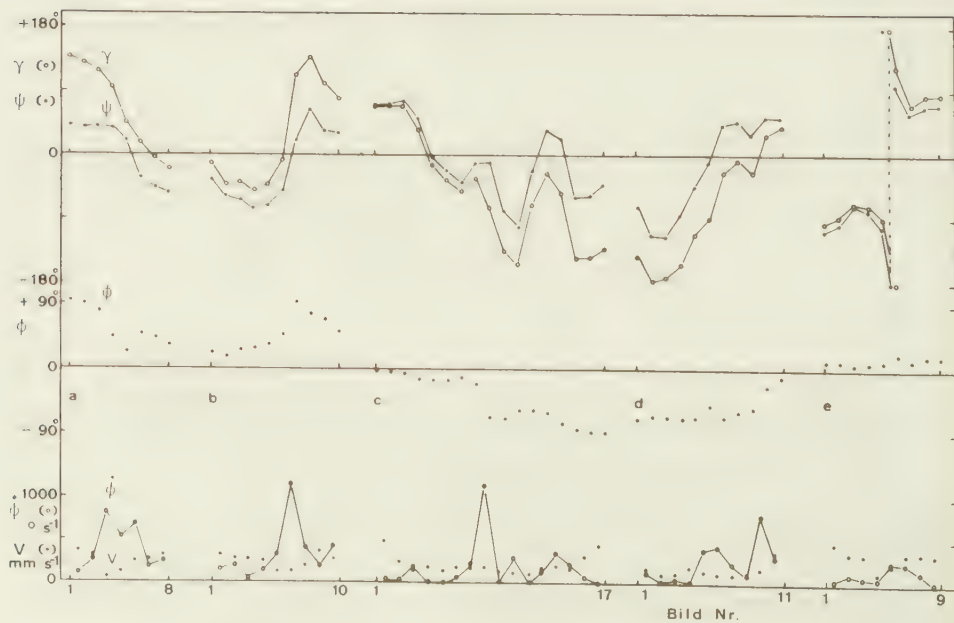


Abb. 57: Schiebeflugphase aus Versuch DRP der Serie 4.
Einzelbilder sind der Reihe nach nummeriert.
(Seite Die zugehörigen Winkel siehe Abb. 58.
119)

Abb. 58: Aufzeichnung der Winkel und Geschwindigkeiten
für die Flugstrecke der Abb. 57.
(Seite γ : Flugrichtung,
119) ψ : Winkel zwischen Körperachse und Flugrichtung,
 ϕ : Körperausrichtung,
 $\dot{\phi}$: Winkelgeschwindigkeit,
 v : Fluggeschwindigkeit in Flugrichtung.
Die Bildnumerierung stimmt mit der in Abb. 57
überein.

Abb. 59: Suchelemente aus Versuch DRP der Serie 4.
a-d: Phasen, die von grösseren Körperrotationen
begleitet sind,
(Seite e: Flugabschnitt mit relativ konstanter Körper-
120) ausrichtung.
Zugehörige Winkel siehe Abb. 58

Abb. 60: Winkel und Geschwindigkeiten bei den Suchelementen
a-e der Abb. 59.
 $\gamma, \psi, \phi, \dot{\phi}$ und v : wie in Abb. 58,
(Seite Die Bildnumerierung stimmt mit der in Abb. 59
120) überein.

IV. DISKUSSION

Visuelle Lokalisation setzt das Erkennen der räumlichen Beziehung zwischen dem Zielort und seiner optischen Umgebung voraus. Die Eigenschaften von Marken, die Anhaltspunkte über die Lage des Zieles bieten, müssen erlernt werden und können dann als Orientierungshilfe dienen. Eine wichtige Information bietet die Entfernung der Marken vom Zielpunkt. Die visuelle Lokalisation ist deshalb eng an die Fähigkeit zur Distanzmessung gebunden (Kap. 1). Weiterhin können dem Tier auch Position und gegenseitiger Abstand der Marken über die eigene momentane Raumlage und über die Lage des Zieles Auskunft geben (Kap. 2). Schliesslich können die räumlichen Beziehungen zwischen dem Tier und den Marken des ganzen visuellen Panoramas in dem Mass eine Orientierungshilfe bieten, in dem das Tier sie in sein visuelles räumliches Gedächtnis einspeichert und an verschiedenen Raumpunkten wiederzuerkennen vermag (Kap. 3). Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit sollen unter diesen drei Gesichtspunkten diskutiert werden.

1. Distanzmessung

Tiere mit Komplexaugen können die Distanz zu einem gegebenen Objekt vor allem mittels dreier verschiedener Mechanismen bestimmen:

- a) durch binokuläre Messung,
- b) anhand erlernter oder genetisch fixierter Kenntnis über die Sehwinkelgrösse des Objekts,
- c) mit Hilfe der Bewegungsparallaxe.

Bei Verwendung der binokulären Methode muss ein Insekt die Distanz nach Einstellung seiner Körperlängsachse auf das Objekt anhand der Abbildung in korrespondierenden, kontralateral blickenden Ommatidien messen. Dieser Mechanismus könnte verschiedenen Insektenarten zur Bestimmung der Entfernung eines Beutetieres oder der Nektarquelle dienen, wenn die betreffenden Zielobjekte in Reichweite der Vorderbeine oder der Mundwerkzeuge liegen (verschiedene Schmetterlingsarten: DEMOLL 1910, Aeshna-Larven: BALDUS 1926, Cicindeliden: FRIEDERICHs 1931, Mantiden: MALDONADO et al. 1970, zusammenfassende Darstellung bei HORRIDGE 1977). Wegen der geringen interokularen Distanz der Insekten ist die binokuläre Entfernungsmessung nur in einem Bereich von wenigen Zentimetern mit ausreichender Genauigkeit möglich: Am genauesten erfolgt sie in einer Entfernung vom Tier, die gleich dem halben Augenabstand ist (BURKHARDT et al. 1973). Bei den in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Versuchen lernten die Bienen Distanzen von 20 cm und mehr zu messen, weshalb die Verwendung der binokulären Methode dabei (und vermutlich auch bei der Lokalisation anhand von Landmarken ganz allgemein) ausgeschlossen werden kann.

Die Verwendung der Sehwinkelgrösse des Objekts zur Beurteilung der Distanz frontal gebotener vertikaler Musterscheiben konnten FLATT (1976) und WEHNER und FLATT (1977) bei der Biene nachweisen: Zwei in unterschiedlicher Entfernung gebotene Scheiben werden von den Bienen verwechselt, wenn sie am Fixationspunkt unter demselben Sehwinkel erscheinen. Auch die australische Bulldog-Ameise Myrmecia gulosa kann die Distanz zu Beutetieren (VIA 1977) und die Wüstenameise Cataglyphis bicolor die Distanz zu Landmarken (WEHNER und RAEBER 1979) mit Hilfe der Sehwinkelgrösse messen. Die männliche Schwebfliege Syrirta pipiens hält einen konstanten Abstand zum verfolgten Weibchen ein, indem sie vermutlich eine gleichbleibende retinale Bildgrösse einstellt (COLLETT und LAND 1975a).

Aus den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit geht hervor, dass die Bienen die Sehwinkelgrösse zur Messung der Markendistanz verwenden. Dies zeigen die Testarten, bei welchen alle oder ein Teil der Dressurtürme in grösserer Entfernung vom Sollpunkt stehen (vgl. III.2.1.2 und 2.2.1c): In diesen Versuchen erfolgen die Suchreaktionen im Dressurabstand bei den versetzten Türmen, wobei diese unter dem Dressursehwinkel erscheinen (Abb. 12a-d, 17a-d, 30). Dieses Ergebnis könnte allerdings auch durch Distanzmessung mittels Bewegungsparallaxe (s.u) erklärt werden. Die Versuche mit vergrösserten Türmen in derselben Aufstellung (vgl. III.2.1.2 und 2.2.1c) zeigen jedoch, dass dabei der Mechanismus der Entfernungsmessung anhand der Sehwinkelgrösse dominieren dürfte: Die Bienen halten jeweils einen dem Sehwinkel entsprechenden Abstand ein (Abb. 13a-d, 18a-d, 28).

Unter Bewegungsparallaxe wird die Verschiebung eines Bildelements über die Retina verstanden, die durch Bewegung des Betrachters zustande kommt. In Abhängigkeit von der Entfernung und der Eigenbewegung des Betrachters variiert das Ausmass der retinalen Verschiebung. Dieses kann dem Beobachter bei Kenntnis der eigenen Geschwindigkeit und der Bewegungsrichtung (sowie gegebenenfalls von Richtung und Geschwindigkeit der Objektbewegung) als Mass für die Entfernung des Objekts dienen.

Ein besonderes Verhalten, das an die Messung der Bewegungsparallaxe angepasst ist, haben Wüstenheuschrecken (Schistocerca gregaria) entwickelt (WALLACE 1959, COLLETT 1978): Durch seitliches Hin- und Herpendeln von Kopf und Thorax wird die Verschiebung des frontal anvisierten Beuteobjekts auf der Retina bewirkt. Dabei kompensiert das Halsgelenk die entstehende Rotationsbewegung, so dass der Kopf immer parallel zur Mittellage ausgerichtet bleibt. Die Distanz

kann damit direkt an der retinalen Verschiebung abgelesen werden. Bei der Fixation eines seitlich gebotenen Streifens im ausserfrontalen Sehfeld verwenden vermutlich auch Bienen die Bewegungsparallaxe zur Distanzmessung (LEHRER-ROSENBAUM 1980). Dort wird die Messung ebenfalls durch eine vereinfachte Flugbewegung begünstigt: Diese erfolgt frontal zu einer senkrechten Wand, wobei keine Rotation um eine der drei Körperachsen stattfindet. Aus der Unterscheidung sehwinkelgleicher, vertikal gebotener Muster in unterschiedlicher Distanz schliessen auch FLATT (1976) und WEHNER und FLATT (1977) bei Bienen und WEHNER und HORN (1975) bei Fliegen auf die Verwendung der Bewegungsparallaxe.

Obwohl sich die Sehwinkelgrösse in den vorliegenden Ergebnissen als ausschlaggebend bei der Distanzmessung erwies, gibt es doch auch hier Hinweise für eine Verwendung der Bewegungsparallaxe: Sehwinkelgleiche, aber in unterschiedlicher Entfernung vom Sollpunkt stehende Türme werden unterschiedlich bewertet (Abb. 23). Die Bienen orientieren sich vermehrt an den nahen Türmen, die durch ihre grössere parallaktische Verschiebung mehr Ortsinformation liefern (Abb. 24). Zu diesem Ergebnis kamen auch CARTWRIGHT und COLLETT (1979) beim Vergleich der Resultate verschiedener Dressuren auf jeweils einen Turm, bei dem die Grösse, nicht aber die Sehwinkeldistanz von Dressur zu Dressur variierte. Weitere Hinweise können die Versuche liefern, bei denen die Türme der vergrösserten Entfernung vom Sollpunkt entsprechend vergrössert wurden (Abb. 13a-d). Die grössere Ausdehnung des abgesuchten Bereiches im Vergleich zu der bei den Lerntests könnte dadurch entstehen, dass die Bienen eine parallaktische Verschiebung einzustellen versuchen, die derjenigen der Dressurtürme entspricht. Diese Aufgabe dürfte den Bienen durch den "Schiebeflug" (vgl. III.4.3, Abb. 57) insbesondere während der "Zickzackelemente" (vgl. III.4.1, Abb. 53f,g)

erleichtert werden: Ähnlich wie bei der Wüstenheuschrecke (WALLACE 1959) könnte dieses Verhalten dazu dienen, gezielte parallaktische Verschiebungen zu erzeugen.

Zur Bestimmung der Entfernung der Futterquelle von einer Landmarke verwenden die Bienen also sowohl die Sehwinkelgrösse als auch die Bewegungsparallaxe. Wenn aber erlernter Sehwinkel und Bewegungsparallaxe in Konkurrenz treten, bevorzugen die Bienen bei den vorliegenden Untersuchungen die Verwendung des Sehwinkels. Demgegenüber verhielt sich Apis mellifera adansonii bei Dressuren mit einem Zylinder entgegengesetzt (CARTWRIGHT und COLLETT 1979): Diese Bienen suchten in der durch die Bewegungsparallaxe bestimmten Distanz, wobei der veränderte Sehwinkel toleriert wurde. Diese unterschiedlichen Ergebnisse könnten durch rassen-spezifische Präferenzen oder wohl eher durch die unterschiedlichen Testanordnungen bedingt sein.

2. Position und gegenseitiger Abstand der Marken

In mehreren Untersuchungen wurde die Bedeutung einzelner Landmarken für die Lokalisationsleistung der Bienen beschrieben (OPFINGER 1931, LAUER und LINDAUER 1971, HOEFER und LINDAUER 1975). Unter natürlichen Bedingungen dient jedoch selten eine einzige Landmarke als Orientierungshilfe.

Oft bilden Bäume, Sträucher und andere Objekte einen ganzen Gürtel von Nahmarken. Bei der Lokalisation des Zieles kann dann nicht nur die Entfernung zu den einzelnen Marken, sondern auch ihr gegenseitiger Abstand Information liefern. In Situationen, in denen sich die Nahmarken gegen eine reich gegliederte Kulisse abheben, braucht ihr Abstand als solcher nicht gemessen zu werden. Er ergibt sich indirekt, wenn die

Lage der Marken vor einem ganz bestimmten Muster des Panoramas erlernt wird. Zur richtigen Einstellung des Abstandes müssen die sich während des Fluges vor dem Hintergrund verschiebenden nahen Marken in die richtige "Musterlücke" gebracht werden.

Dass die Bienen die Stellung von Nahmarken vor einer bestimmten Stelle des Hintergrundmusters (Abb. 48) tatsächlich kennen, geht aus den 45°-Rotationstests hervor, bei denen die räumliche Verteilung der Suchreaktionen vom Lerntest abweicht (Dressuren ohne Tischdrehung, vgl. Abb. 43). Die Ergebnisse des 180°-Rotationstests (vgl. Abb. 44) und des Tests mit den vertauschten Türmen (vgl. Abb. 45) legen zudem nahe, dass sich die Bienen sogar die Kenntnis der Bewegungsparallaxe und der Sehwinkelgrösse erwerben, die vor der "Lücke" auftreten müssen. Schliesslich liefert auch der Vergleich der beiden Serien mit 4 gleichen Türmen bei Dressur mit und ohne Tischdrehung (vgl. IIL3.1.1) Hinweise für die "Lückenprojektion": Wenn der durch die Nahmarken bedingte Sollpunkt im Test räumlich mit dem während der Dressur erlernten Sollpunkt zusammenfällt (bei der Serie ohne Tischdrehung), sind die Suchreaktionen an diesem stärker konzentriert als in den entsprechenden Tests der Serie mit Tischdrehung (siehe Tab. 4, Seite 85, Testarten RSW und RSW-T). Dies wird bei der Testart RSW-T mit zwei Dressurtürmen und zwei Riesentürmen (vgl. Abb. 18b mit 38b) besonders deutlich. Mit Hilfe des "passenden" Hintergrundes kann demnach der Sollpunkt präziser lokalisiert werden.

Mit der "Lückenprojektion" lassen sich die Ergebnisse der Versuche, bei denen die Hintergrundkulisse konstant blieb, leicht interpretieren, nicht jedoch die Ergebnisse der Versuche, bei denen im Test einzelne Nahmarken gegenüber dem Hinter-

grund verschoben wurden: Bei den Testarten mit den zusammen-
geschobenen Türmen (AZV-Testarten, vgl. Abb. 26, Abb. 35a,b
Turmgruppen I und III, Abb. 33a,b) suchten die Bienen am
neuen Azimutwinkel-Sollpunkt, soweit der Sehwinkel der be-
trachteten Türme die in der Dressursituation erlernte Maxi-
malgrösse nicht überschritt. An diesem Punkt sind die Nah-
marken gegenüber der Dressursituation vor dem Hintergrund
verschoben. Da die Umgebungsmarken bei diesen Versuchen in
geringer Entfernung stehen und stark gegliedert sind (Abb. 48)
bewirkt dies, dass die Marken vor einem neuen Muster erschei-
nen und damit nicht mehr in die gewohnten Lücken passen
(Abb. 61). Zusätzlich werden sie unter vergrössertem Seh-

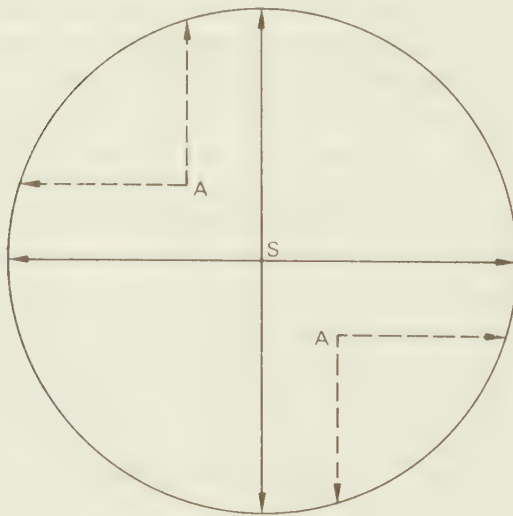


Abb. 61: Position der einzelnen Marken vor einem konstan-
ten Hintergrund, vom Sollpunkt S aus in der Dressur-
situation (ausgezogene Linien) und vom Azimutwin-
kel-Sollpunkt A aus in der Testsituation (gestrichel-
te Linien) gesehen. Serie 4SWD/P12, Testart AZV
vgl. Abb 35).

winkel gesehen (Abb. 34). In dieser Situation versagt die "Lückenprojektion" und die Bienen müssen den Abstand zwischen den beiden Nahmarken (Azimutwinkel) als solchen zur Orientierung verwenden.

Unter der Annahme, dass das Landmarkenmuster am Sollpunkt als zweidimensionale Projektion auf die Retina erlernt wird, könnte der Azimutwinkel zwischen 2 Marken als retinaler Abstand direkt gemessen werden. Eine solche Musterprojektion auf die Retina konnten WEHNER und FLATT (1977) für eine andere Situation nachweisen: Ein vertikal gebotenes Muster, in dessen Zentrum sich der Eingang zur Futterquelle befindet, wird am Fixationspunkt, an dem die Bienen immer dieselbe konstante Stellung im Raum einnehmen, in Form einer Punkt-zu-Punkt-Zuordnung sehfeldspezifisch gespeichert. Eine retinale Abbildung kann allerdings bei der hier beschriebenen Lokalisationsleistung nicht ortsspezifisch auf der Retina erfolgen, da die Bienen am Sollpunkt keine Vorzugsausrichtung und damit keine definierte räumliche Beziehung zu den Marken einnehmen. Jedoch zeigen die zahlreichen Untersuchungen zur Unterscheidung horizontal gebotener Muster (HERTZ 1933, ZERRHAHN 1933, SCHNETTER 1968, VON WEIZSAECKER 1970, CRUSE 1972), dass die Bienen solche anhand einer ganzen Reihe von Parametern unterscheiden können, obwohl während des Fluges keine ortsspezifische Abbildung des Dressurmusters auf die Retina möglich ist.

3. Die unterschiedliche Bewertung der einzelnen Teile des Panoramas

Beim Erlernen der korrekten Lokalisation ihres Zielpunktes stehen der Biene eine ganze Reihe visueller Informationen von Nah- und Fernmarken zur Verfügung, die sie sukzessiv (als parallaktische Bildverschiebung) bzw. gleichzeitig (als retinales Bild) verwerten kann.

Ein Modell, das die bei der Lokalisation massgebenden Marken-Parameter aufzeigt und ihre Verrechnung beschreibt, entwarf ANDERSON (1977). Aus Ergebnissen von Versuchen mit einer Anzahl gleicher Türme schliesst er, dass die Bienen vor allem die räumliche Gesamtverteilung der Nahmarken am Futterplatz erlernen. Dagegen seien die exakte gegenseitige Lagebeziehung und die Grösse der Marken von untergeordneter Bedeutung. Dieser Befund stimmt mit den Versuchsergebnissen VAN BEUSEKOMS (1948) überein, der die Orientierung der Grabwespe Bembix rostrata am Nest untersuchte. Demgegenüber wies CHMURZYNSKY (1966), der mit derselben Grabwespenart in ähnlicher Weise wie VAN BEUSEKOM arbeitete, auf die Fähigkeit der Tiere hin, einzelne Parameter der gebotenen Marken zu unterscheiden. Allerdings hatte er den Wespen Testmarken geboten, die in ihrem optischen Erscheinungsbild viel stärker von den Dressurmarken abwichen als diejenigen, die VAN BEUSEKOM verwendete. Durch Variation der Markengrösse konnten auch WEHNER und RAEGER (1979) zeigen, dass die Wüstenameise Cataglyphis bicolor die retinale Bildgrösse der Marken erlernt. COLLETT und LAND (1975b) forderten für die Schwebfliege Eristalis Spec. sogar eine bis in die Einzelheiten gehende Kenntnis der Orientierungsmarken: Die räumliche Position der Marken am Ziel ist nach diesen Autoren als zweidimensionale Projektion auf der Retina repräsentiert, wobei Grösse, Form und gegenseitige

Lagebeziehung der Marken genau definiert sind. Diese Modellvorstellung entstand anhand von Versuchen, in welchen sich die Schwebfliege an einer einzelnen, isoliert stehenden Landmarke orientieren konnte.

Die unterschiedlichen an die verschiedenen Insektenarten gestellten Anforderungen führten damit zu zwei sich gegenüberstehenden Lokalisationsmodellen: Dem "distribution model" ANDERSONS und dem "retinal model" von COLLET und LAND.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen, dass die Bewertung der einzelnen Orientierungsmarken des optischen Panoramas von deren Distanz abhängt: Sich nahe am Sollpunkt befindliche Marken ermöglichen eine genauere Lokalisation des Zieles als solche, die in grösserer Entfernung stehen. Nahe Marken sind deshalb reizwirksamer und werden stärker bewertet (vgl. III.3.1.1). Die Distanz können die Bienen u.a. mit Hilfe der beim Suchflug entstehenden unterschiedlichen retinalen Bildverschiebung verschieden weit entfernter Objekte (Bewegungsparallaxe) messen (vgl. III.2.2.1a). Demnach wird die Markenkonstellation am Zielort nicht allein als statisches Panoramabild erlernt. Alle "Einzelaufnahmen" der beim Suchflug entstandenen Bilderfolge müssen unterschieden und miteinander verglichen werden. Die spezielle Einzelaufnahme am Sollpunkt nennen COLLETT und LAND (1975) "Erinnerungsbild". Die in einer "Einzelaufnahme" abgebildeten Marken sind u.a. durch ihre Position (Azimutwinkel) und ihre Grösse (Sehwinkel) charakterisiert.

Die Verwendung dieser beiden Parameter erwiesen verschiedene Versuche: Nach Vergrösserung der Markendistanz vom Sollpunkt suchten die Bienen im Sehwinkelabstand (Abb. 12a-d, 17a-d, 30). Wurden gleichzeitig die Marken vergrössert, so vergrösserten die Bienen den eingehaltenen Abstand (Abb. 13a-d, 18a-d, 28). Wenn andererseits der Azimutwinkel zwischen 2 Marken verkleinert wurde, versuchten die Bienen diesen durch Annäherung wieder herzustellen (Abb. 26, 35).

Während des Fluges innerhalb einer Konfiguration aus mehreren Marken können nun die erlernten Seh- und Azimutwinkel der einzelnen Marken miteinander in Konkurrenz treten. Ihre Bewertung innerhalb der Gesamtmarkenkonfiguration wird anhand der Abb. 62-65 erläutert. Für drei ausgewählte Testsituationen (Serie 8, Testart DRP, siehe Abb. 12a, Serie 4KMR/P6, Testart AZV, siehe Abb. 26, Serie 4SWD/P12 Testart AZV, 1. Variante, siehe Abb. 35a) wird das Markenpanorama als winkeltreue Projektion in die Ebene dargestellt, wie es den Bienen an bestimmten Punkten innerhalb der Testkonfiguration (Rastermarken in den Abb. 62-65) und am Sollpunkt der zugehörigen Dressurkonfiguration (umrahmte Marken in den Abb. 62-65) erscheint. Die ausgewählten Beispiele zeigen Testpanoramabilder sowohl von solchen Punkten aus, an denen die Bienen am häufigsten suchen, als auch von solchen Punkten aus, an welchen keine oder nur sehr wenige Suchreaktionen erfolgen. Test- und Dressurpanorama sind jeweils so übereinandergelegt, dass der oder die Türme, für den/die Bienen den erlernten Schwinkel bzw. Azimutwinkel einstellen, zur Deckung kommen. In Fällen, bei denen mehrere Ueberlagerungen sinnvoll sind, werden nur repräsentative Beispiele gezeigt. Der Ueberlagerung von Dressur- und Testpanorama liegt die Vorstellung von COLLET und LAND (1975) zugrunde, dass das Dressurpanorama des Sollpunktes als rotationsinvariantes "Erinnerungsbild" gespeichert wird und in der Testsituation solche Punkte aufgesucht werden, an denen in einem "Momentbild" eine "optimale" Uebereinstimmung des Testpanoramas mit dem Erinnerungsbild möglich ist.

Die Testergebnisse können darüber Auskunft geben, welche Uebereinstimmung von Erinnerungsbild und Momentbild den Bienen als "optimal" erscheint. Es zeigt sich, dass eine möglichst weitgehende Deckungsgleichheit beider Bilder immer nur für einen Teilbereich des Panoramas auf Kosten des restli-

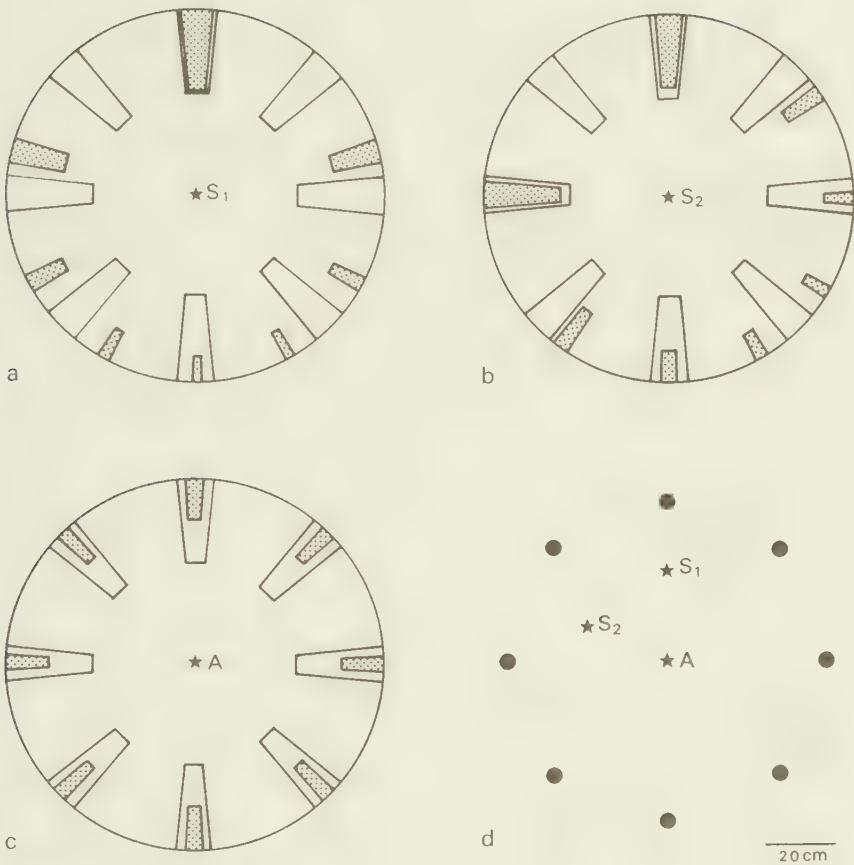


Abb. 62: Markenpanorama am Sollpunkt der Dressurkonfiguration (umrahmte Marken) und an verschiedenen Punkten der Testkonfiguration (Rastermarken) als winkeltreue Projektion in die Ebene dargestellt. Horizontaler Sehwinkel jeweils auf dem Kreis, vertikaler Sehwinkel jeweils auf dem Radius liegend. Einzelheiten im Text.
 Testart DRP, Serie 8 (vgl. Abb. 12a).
 a) Biene an Punkt S_1 (siehe d),
 b) Biene an Punkt S_2 (siehe d),
 c) Biene an Punkt A (siehe d). Dort keine Wahlen.
 d) Positionen der Punkte S_1 , S_2 und A innerhalb der Testkonstellation.

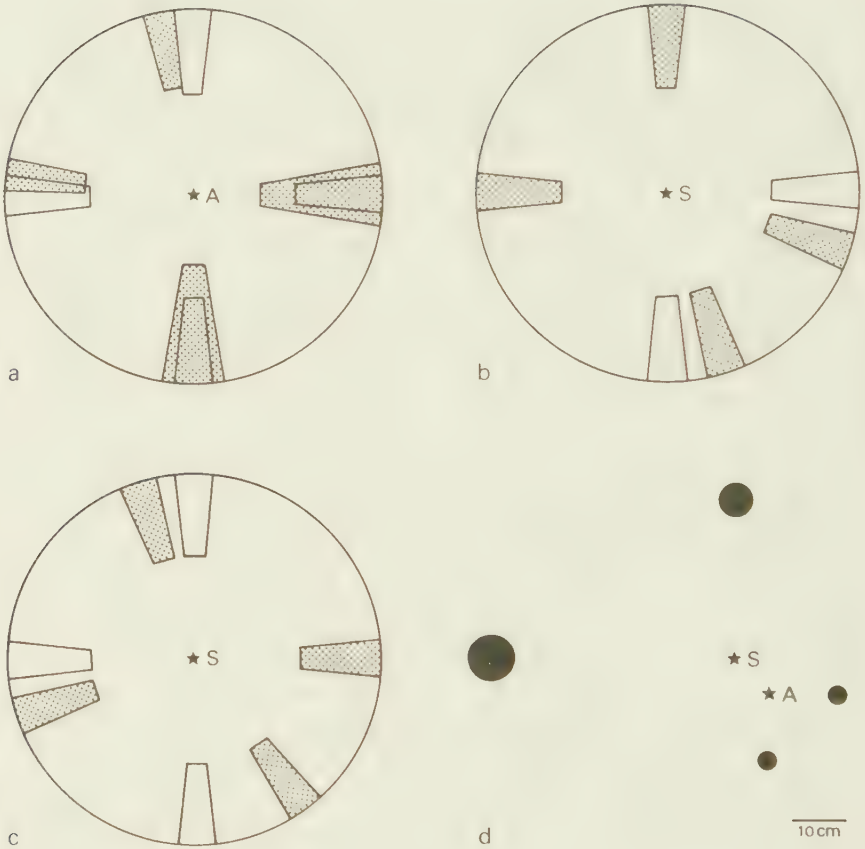


Abb. 63: Wie Abb 62, jedoch Testart AZV, Serie 4KMR/P6 (vgl. Abb. 26).
 a) Biene an Punkt A (siehe d),
 b), c) Biene an Punkt S (siehe d) in zwei verschiedenen Ausrichtungen. Dort erfolgen weniger Wahlen als an Punkt A.
 d) Positionen der Punkte A und S innerhalb der Testkonstellation.

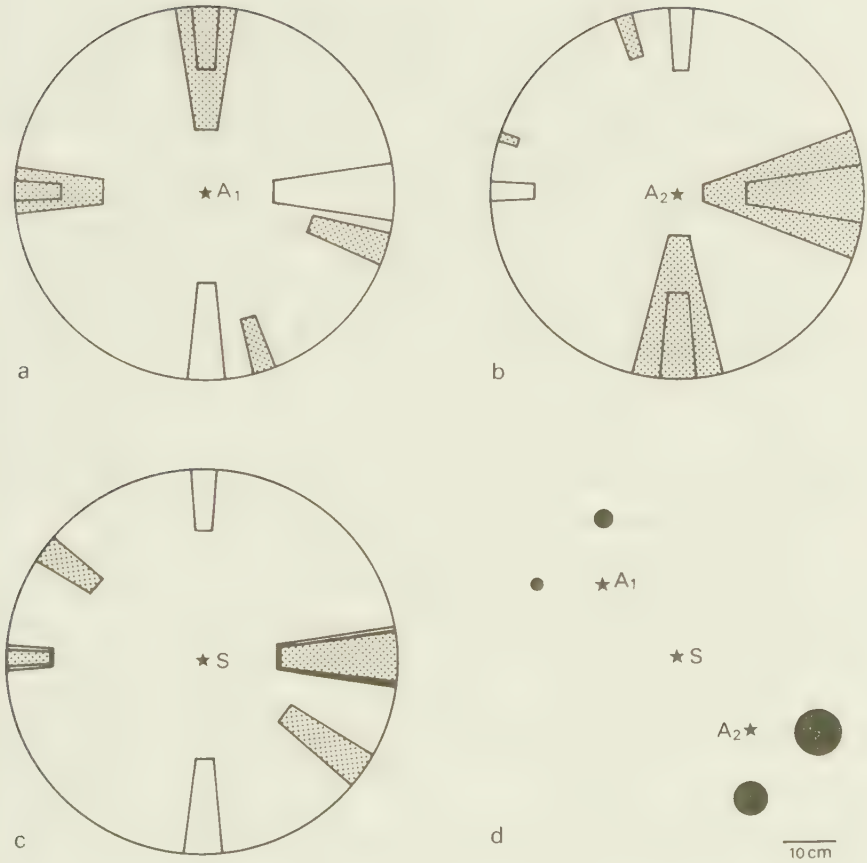


Abb. 64: Wie Abb. 62, jedoch Testart AZV, 1.Variante, Serie 4SWD/P12 (vgl. Abb. 35a).
a) Biene an Punkt A_1 (siehe d),
b) Biene an Punkt A_2 (siehe d). Dort erfolgen weniger Wahlen als an A_1 .
c) Biene an Punkt S (siehe d). Dort keine Wahlen.
d) Positionen der Punkte A_1 , A_2 und S innerhalb der Testkonstellation.

chen Bereiches angestrebt wird (Abb. 62a,b, 63a, 64a). Bei einer nicht radiärsymmetrischen Markenordnung ist der relevante Teilbereich derjenige, in dem sich die reizwirksameren Marken befinden, d.h. diejenigen, die in der Dressursituation am nächsten standen (siehe Abb. 23): Die Bienen wählen nicht am Sehwinkel-Sollpunkt, an dem für die beiden weiter entfernten Türme vollständige Deckungsgleichheit hätte erzielt werden können (Abb. 63b), sondern am Azimutwinkel-Sollpunkt der nahen Türme, obwohl hier für keine der Marken Deckungsgleichheit zustande kommt (Abb. 63a).

Der Ort, an dem die meisten Suchreaktionen innerhalb der Testkonfiguration erfolgen, wird so gewählt, dass im relevanten Panoramabereich möglichst viele Testmarken mit jenen des Erinnerungsbildes zur Deckung gebracht werden können (Abb. 62a,b). Dabei wird eine begrenzte Sehwinkelvergrößerung toleriert (Abb. 63a, 64a), solange sie einen gewissen Wert nicht überschreitet (Abb. 64b). Eine Sehwinkelverkleinerung hingegen wird nicht toleriert (Abb. 62c). Weiter kommt es vor, dass die Bienen solche Situationen meiden, in denen eine Marke im relevanten Panoramabereich unter einem nicht erlernten Azimutwinkel erscheint, d.h. in einer Position, in der sich während der Dressur keine Marke befand (Abb. 63c, 64c). Das Fehlen einzelner Marken dagegen wird oft toleriert (Abb. 62a,b).

Diese Befunde legen nahe, dass innerhalb des relevanten Panoramabereiches eine begrenzte Sehwinkelvergrößerung eher toleriert wird als die Verschiebung von Marken in eine neue Position. Für das Herstellen der Deckungsgleichheit zwischen Erinnerungsbild und Momentbild wäre der Mechanismus einer Kreuzkorrelation denkbar, wie sie CRUSE (1972) bei der Unterscheidung horizontal und WEHNER (1972a) bei der Unterscheidung vertikal gebotener Muster postulieren. Dabei versuchen

die Bienen eine grösstmögliche gemeinsame Fläche der beiden Vergleichsbilder bei möglichst geringen darüber hinausragenden Teilflächen zu erzielen.

Dennoch lässt sich der Prozess der Kreuzkorrelation nicht in gleicher Weise auf alle Teile des Panoramabildes anwenden: Ausserhalb des relevanten Panoramabereiches werden Variationen der Markengrösse und der Position in einem grösseren Ausmass toleriert. Allerdings dürfen dort die erlernten Marken beim Test nicht ganz fehlen. Dies zeigen die Ergebnisse des Tests, in dem der geschlossene Dressurmarkenkreis auf einen Halbkreis reduziert wurde (Abb. 21): In dieser Situation suchen die Bienen im Innern des Halbkreises, womit eine grössere Markenumgrenzung, teilweise sogar auf Kosten einer sonst nicht tolerierten Schwinkelvergrösserung, erzielt wird (Abb. 65a,b). Den Parameter der hier wirksam wird, nannte ANDERSON (1977) "surroundedness". Darin kommt die Forderung nach einer die Biene umgebenden Markenkonstellation, wie sie in der Dressursituation gegeben war, zum Ausdruck. Dieses Verhalten zeigt, dass das Nahmarkenpanorama nicht nur nach Seh- und Azimutwinkel bewertet, sondern dass ein weiterer Parameter, nämlich die Gesamtanordnung der Marken, berücksichtigt wird.

Aus diesen Befunden geht hervor, dass die Bienen nicht nur die generelle Markenverteilung am Sollpunkt kennen, sondern dass sie einzelne spezifische Parameter des dort sichtbaren Panoramas erlernen. Dieser Sachverhalt stimmt mit den "retinal model" von COLLETT und LAND (1975b) überein. Systematische Abänderungen der Dressurkonstellation zeigen die Toleranzbreite gegenüber Abweichungen vom "Erinnerungsbild" auf. Die Forderung nach maximaler Uebereinstimmung in einzelnen Musterbereichen verlangt das Aufsuchen von bestimmten Punkten und eine unterschiedliche Toleranz gegenüber Veränderungen einzelner Teile des visuellen Panoramas. Nach dem "distri-

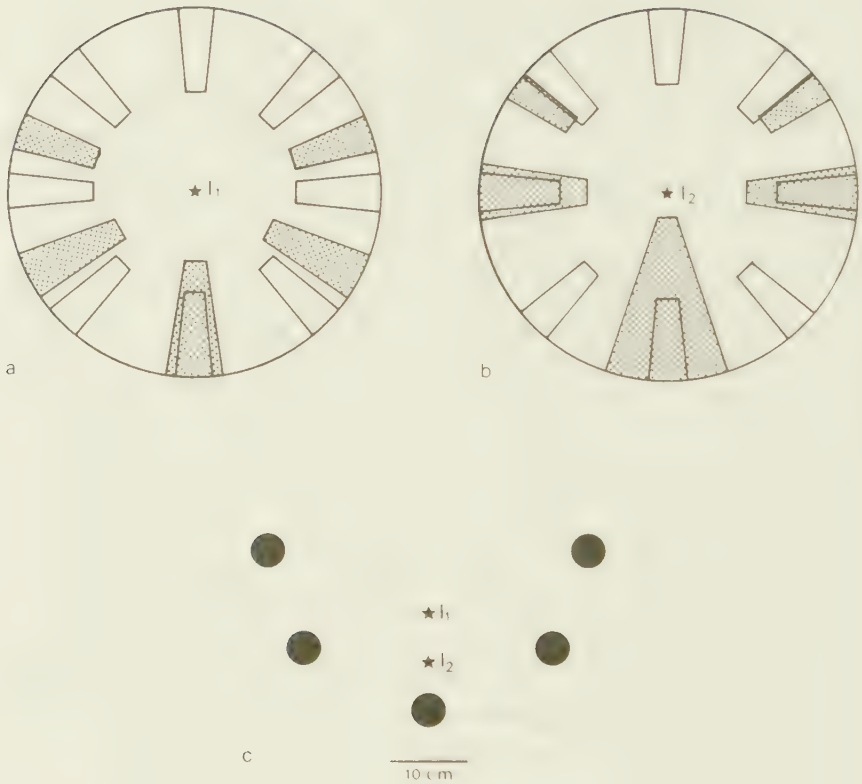


Abb. 65: Wie Abb. 62, jedoch Teststart mit reduzierter Turm-
anzahl, Serie 8 (vgl. Abb. 21).
a) Biene an Punkt I_1 (siehe c),
b) Biene an Punkt I_2 (siehe c),
c) Positionen der Punkte I_1 und I_2 innerhalb der
Testkonstellation.

bution model" ANDERSONS (1977) hingegen müssten alle Teile des visuellen Panoramas gleichermassen bewertet werden. Allerdings diskutierte auch ANDERSON die Bedeutung spezifischer Markeneingeschaften für sein Modell. Wird im "distribution model" die Bedeutung dieser Eigenschaften und im "retinal model" die Toleranz gegenüber Variationen der Markenkongstellatien erhöht, gleichen sich die beiden Vorstellungen weitgehend an.

Möglicherweise liegt die unterschiedliche Bewertung verschiedener Panoramabereiche an der funktionellen Inhomogenität des Bienenauges. JENNI (1972), WEHNER (1972b), WEHNER und OTT (1972), FLATT (1976) und LEHRER (1977) konnten zeigen, dass die Mustererkennung und die Musterunterscheidungsgenauigkeit innerhalb des frontalen Augenbereiches in verschiedenen Sehfeldregionen unterschiedlich ist. Eine regionale Verschiedenheit in der Musterbewertung fand LEHRER-ROSENBAUM (1980) auch im ausserfrontalen Sehfeld. Es wäre denkbar, dass die Bienen deshalb denjenigen Ort der Testkonfiguration wählen, an dem ein Teil des Panoramas optimal mit dem Dressurpanorama auf Kosten des restlichen Teils übereinstimmt, weil sie dort die maximale Musterübereinstimmung im "empfindlichen Sehfeldbereich" erreichen können. Voraussetzung ist eine zumindest kurz andauernde Flugphase in der die Biene eine konstante räumliche Beziehung zu dem Markenpanorama beibehält. Eine solche Flugphase ist während des Schiebefluges gegeben (vgl. III.4.3, Abb. 57): Die Bewegung der anvisierten Nahmarken wird dabei selbst bei Richtungswechsel auf ein gewisses Minimum reduziert.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Bedeutung von visuellen Marken bei der Lokalisation der Futterstelle wurde an individuell dressierten Bienen (*Apis mellifera*) untersucht. Auf einer kreisrunden Tischfläche von 2m Durchmesser (Abb. 1) sind in einem regelmässigen Raster 529 Punkte definiert. Allein an einem Punkt wurde durch eine enge Kanüle Saccharoselösung geboten. Beim Auffinden dieser Stelle sollten Marken in Form von verschieden angeordneten, in ihrer Anzahl und Abmessung variierenden Zylindern (vgl. Abb.1) den Bienen eine Orientierungshilfe bieten. die Genauigkeit der Lokalisationsleistung lässt sich aus der Verteilung der Suchreaktionen (Kap. II.5.1) innerhalb der Markenkonstellation ermitteln.
2. Filmaufnahmen des Suchfluges ermöglichen eine genaue Analyse des Bahnverlaufs und der räumlichen Ausrichtung der Körperlängsachse der fliegenden Biene.
3. Bei Fehlen von Nahmarken gelingt es den Bienen nicht, die Position der Futterstelle exakt zu lokalisieren (Abb. 9).
4. Um die Futterstelle angeordnete Marken verbessern die Lokalisationsleistung auf statistisch gesicherte Weise (Abb. 10). Die Lokalisationsgenauigkeit erhöht sich mit zunehmender Anzahl der Marken (Abb. 11) und mit deren abnehmender Entfernung vom Sollpunkt (Abb. 24).
5. Die Orientierungshilfe, die die Marken bieten, besteht u.a. in der Information, die sie über die Entfernung Marke-Futterstelle liefern. Diese Entfernung wird von den Bienen in erster Linie mit Hilfe der Sehwinkelgrösse der Marken eingehalten (Abb. 12 und Abb. 13). Variationen der Entfernung unter Beibehaltung der Sehwinkelgrösse (Abb. 23 und Abb. 24) lassen vermuten, dass sich die Bienen bei der Distanzmessung auch der Bewegungsparallaxe bedienen können (Kap. 1 der Diskussion). Treten Sehwinkelgrösse und Bewegungsparallaxe bei der Distanzmessung in Konkurrenz, dann dominiert die Messung anhand des Sehwinkels (Abb. 13).
6. Eine weitere Orientierungshilfe bietet der gegenseitige Abstand zweier Marken. Dieser wird als Azimutwinkel (Abb. 4) erlernt (Kap. III.2.2.1b und III.2.2.2).

7. Bei Abweichungen von der Dressursituation wird nicht die Einhaltung der Gesamtmarkenverteilung auf Kosten einer veränderten Grösse aller Marken, sondern die Uebereinstimmung mit der erlernten Sehwinkelgrösse einzelner Marken angestrebt (Abb. 12). Dieses Ergebnis wird den bestehenden Modellvorstellungen zum Lokalisationsvorgang, dem "distribution model" ANDERSONS (1977) und dem "retinal model" von COLLETT und LAND (1975) gegenüber gestellt (Kap. 3 der Diskussion).
8. Bei der Einstellung der erlernten Sehwinkelgrösse werden Abweichungen von der Dressursituation in einem Teilbereich des visuellen Panoramas toleriert, in einem anderen hingegen nicht (Abb. 62a,b, 63a, 64a). Die mögliche Abhängigkeit der Lokalisationsleistung von der unterschiedlichen Bedeutung verschiedener Sehfeldregionen wird diskutiert (Kap. 3 der Diskussion).
9. Wenn die Stellung der Marken vor einem gegliederten Hintergrund (Abb. 48) konstant gehalten wird, erfolgt die Lokalisation präziser als bei (durch fortgesetztes Drehen der Versuchsfläche erzeugtem) variierendem Hintergrundmuster (Tab. 4).
10. Versuche nach Dressuren bei konstant gehaltenem Hintergrund zeigen, dass die Bienen die Position einzelner Marken, deren Sehwinkelgrösse und parallaktische Verschiebung vor einer bestimmten Stelle der Hintergrundkulisse erlernen (Abb. 43-45).
11. Der Suchflug ist durch typische, vielfach gewundene Bahnabschnitte charakterisiert (Suchelemente, Abb. 53), bei denen die meisten Suchreaktionen erfolgen (vgl. Abb. 12b und Abb. 13b mit Abb. 54). Während des Schiebefluges (Abb. 57 und Abb. 59) halten die Bienen eine innerhalb enger Grenzen konstante räumliche Ausrichtung der Körperlängsachse ein (Abb. 58 und Abb. 60). Die Möglichkeit, dass die Biene während dieser Phase die einzelnen Marken visuell fixiert, wird diskutiert (Kap. 3 der Diskussion).

LITERATURVERZEICHNIS

- Anderson, A. M.: A model for landmark learning in the honey-bee. J. comp. Physiol. 114, 335-355 (1977).
- Baerends, G.P.: Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe *Ammophila campestris*. Tijdschr. Entomol. 84, 68-275 (1941).
- Baldus, K.: Experimentelle Untersuchungen über die Entfernungslokalisation der Libellen (*Aeschna cyanea*). Z. vergl. Physiol. 3, 475-505 (1926).
- Batschelet, E.: Einführung in die statistischen Methoden der Naturwissenschaften. Vorlesungsskriptum. 1974.
- Becker, L.: Untersuchungen über das Heimfindevermögen der Bienen. Z. vergl. Physiol. 41, 1-25 (1958).
- Bethe, A.: Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? Arch. ges. Physiol. 70 (1898).
- Bethe, A.: Die Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen, zum Teil nach neuen Versuchen. Eine Erwiderung auf die Angriffe von v. Buttel-Reepen und von Forel. Biol. Zentralbl. 22, 193-215, 234-238 (1902).
- Beusekom, G. van: Some experiments on the optical orientation in *Philanthus triangulum* Fabr. Behaviour 1, 195-225 (1948).
- Burkhardt, D., B. Darnhofer-Demer und K. Fischer: Zum binokulären Entfernungssehen der Insekten. 1. Die Struktur des Sehraumes von Synsekten. J. comp. Physiol. 87, 165-188 (1973).
- Buttel-Reepen, H. von: Sind die Bienen Reflexmaschinen? Leipzig: A. Georgi (1900).
- Cartwright, B.A. und T.S. Collett: How honey-bees know their distance from a near-by visual landmark. J. exp. Biol. 82, 367-372 (1979).
- Chmurzynsky, J.A.: On the role of relations between landmarks and the nest-hole in the proximate orientation of female *Bembex rostrata* (Hymenoptera, Sphegidae). Acta. biol. exp. (Warsaw) 27, 221-254 (1967).
- Ciba-Geigy: Wissenschaftliche Tabellen. 7. Auflage. Ciba-Geigy AG Basel (1971).

- Collett, T.S.: Peering - a locust behaviour pattern for obtaining motion parallax information. J. exp. Biol. 76, 237-241 (1978).
- Collett, T.S. und M.F. Land: Visual control of flight behaviour in the hoverfly *Syritta pipiens*. L. J. comp. Physiol. 99, 1-66 (1975a).
- Collett, T.S. und M.F. Land: Visual spatial memory in a hoverfly. J. comp. Physiol. 100, 59-84 (1975b).
- Couturier, A. und Robert, P.: Observations Préliminaires sur le Déterminisme de l'Orientation des Vols crépusculaires du *M. melolontha*. IX.Congr.Intern.Entom., Amsterdam (1951).
- Cruse, H.: Versuch einer quantitativen Beschreibung des Formensehens der Honigbiene. Kybernetik 11, 185-200 (1972).
- Cruse, H.: An applikation of the cross-correlation coefficient to pattern recognition of honey-bees. Kybernetik 15, 73-84 (1974).
- Demoll, R.: Ueber die Beziehungen zwischen der Ausdehnung des binokulären Sehraumes und dem Nahrungserwerb bei einigen Insekten. Zool. Jb. Abt. Syst. 28, 523-530 (1910).
- Ehrenfels, Ch. von: Ueber "Gestaltqualitäten". Vj.schr. wiss. Philos. XIV. 3 (1890).
- Fabre, J.: Souvenirs entomologiques. Paris 1879.
- Ferton, Ch.: La Vie des Abeilles et des Guêpes. Paris: E.Chiron (1923).
- Flatt, I.: Optische Fixierreaktion und raumkonstantes Lernen bei der Honigbiene (*Apis mellifera*). Dissertation Universität Zürich 1976.
- Forel, A.: Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten. München: E.Reinhardt (1901).
- Freisling, J.: Zur Psychologie der Feldwespe. Z. Tierpsychol. 5, 438-463 (1943).
- Friederichs, H.F.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Sehorgane der Cicindelinen. Z. Morph. Oekol. Tiere 21, 1-172 (1931).
- Frisch, K. von: Tanzsprache und Orientierung der Bienen. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York (1965).

- Haseloff, O.W. und H.J. Hoffmann: Kleines Handbuch der Statistik.
Walter de Gruyter & Co Berlin (1970).
- Hertz, M.: Die Organisation des optischen Feldes bei der Biene. I.
Z. vergl. Physiol. 8, 693-748 (1929).
- Hertz, M.: Die Organisation des optischen Feldes bei der Biene. III.
Z. vergl. Physiol. 14, 629-674 (1931).
- Hertz, M.: Ueber figurale Intensitäten und Qualitäten in der
optischen Wahrnehmung der Biene. Biol. Zbl. 53, 10-40 (1933)
- Hoefler, I. und M. Lindauer: Das Lernverhalten zweier Bienen-
rassen unter veränderten Orientierungsbedingungen.
J. comp. Physiol. 99, 119-138 (1975).
- Horridge, G.A.: Insects which turn and look. Endeavour, New Se-
ries 1, 1-17 (1977).
- Huesing, J.O.: Beobachtungen über die Orientierung am Nest bei
vespa vulgaris. Abh. Ber. Naturkde. 9, 127-150 (1955).
- Iersel, J.J.A van: The extension of the orientation system of
Bembix rostrata as used in the vicinity of its nest. In:
Funktion and Evolution in Behaviour, ed. by G. Baerends,
C. Beer, A. Manning, pp.142-168, Oxford: Clarendon Press (1975)
- Iersel, J.J.A. van und J. van den Assem: Aspects of Orientation
in the digger wasp *Bembix rostrata*. Anim. Behav. Suppl 1,
145-162 (1965).
- Jenny, P.: Die Bedeutung der verschiedenen Augenregionen für
die Mustererkennung der Honigbiene (*Apis mellifera*).
Diplomarbeit Universität Zürich (1972).
- Lauer, L. und M. Lindauer: Genetisch fixierte Lerndisposition
bei der Honigbiene. Abh. math. Naturw. Kl. Akad. Wiss.
Mainz (Inf. Org.) I, 1-87 (1971).
- Lehrer, M.: Die Unterscheidung räumlicher Frequenzen beim Formen-
sehen der Biene (*Apis mellifera*). Diplomarbeit Universität
Zürich (1977).
- Lehrer-Rosenbaum, M.: Die Lokalisation eines Raumpunktes bei der
optischen Nahorientierung der Honigbiene (*Apis mellifera*)
an der Futterstelle. Dissertation Universität Zürich (1980).
- Lewtschenko, I.A.: Die Rückkehr der Bienen in den Bienenstock.
Russia Pchelovodstvo 36, 38-40 (1959).

- Maldonado, H. und J.C. Barros-Pita: A fovea in the praying mantis eye. I. Estimation of the catching distance. Z.vergl. Physiol. 67, 58-78 (1970).
- Marchand, E.: Sur le retour au nid de *Bembex rostrata* Fabr. Bull. soc. sci. nat. Ouest France 10, 247-250 (1900).
- Molitor, A.: Neue Beobachtungen und Experimente mit Grabwespen IV. Biol. Zbl. 53, 496-512 (1933).
- Opfinger, E.: Ueber die Orientierung der Bienen an der Futterquelle. Z. vergl. Physiol. 15, 431-487 (1931).
- Rau, P.: Experimental studies in the homing of carpenter and mining bees. J. comp. Psychol. 9, 35-70 (1929).
- Ruttner, F. und H. Ruttner: Untersuchungen über die Flugaktivität und das Paarungsverhalten der Drohnen.III.Flugweite und Flugrichtung der Drohnen. Z.Bienenforsch.8, 332-354 (1966).
- Sachs, L: Statistische Methoden. Springer (1976).
- Schneider, F.: Untersuchungen über die optische Orientierung der Maikäfer (*Melolontha vulgaris* F. und *M. hippocastani* F.) sowie über die Entstehung von Schwärmbahnen und Befallskonzentrationen. Mitteil. Schweiz. Ent. Ges. 25, 269-340 (1952).
- Schnetter, B.: Visuelle Formunterscheidung der Honigbiene im Bereich von Vier- und Sechsstrahlsternen. Z. vergl. Physiol. 59, 90-109 (1968).
- Tinbergen, N.: Ueber die Orientierung des Bienenwolfes (*Philanthus triangulum* Fabr.).I. Z. vergl. Physiol. 16, 305-334 (1932).
- Tinbergen, N. und E.W. Kruyt: Ueber die Orientierung des Bienenwolfes (*Philanthus triangulum* Fabr.).III. Die Bevorzugung bestimmter Wegmarken. Z. vergl. Physiol. 25, 292-334 (1938).
- Uchida, T. und M. Kuwabara: The homing instinct of the honey-bee, *Apis mellifica*. J. Faculty Sci., Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool. 10, 87-96 (1951).
- Via, S.E.: Visually mediated snapping in the bulldog ant: a perceptual ambiguity between size and distance. J. comp. Physiol. 121, 33-51 (1977).
- Wallace, G.K.: Visual scanning in the desert locust *Schistocerca gregaria* Forscal. J. exp. Biol. 36, 512-525 (1959).

- Wehner, R.: Pattern modulation and pattern detection in the visual system of hymenoptera. In: Information Processing in the Visual Systems of Arthropods, ed. by R. Wehner, pp. 183-194. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York (1972a).
- Wehner, R.: Dorsoventral assymetry in the visual field of the bee (*Apis mellifera*). J. comp. Physiol. 77, 256-277 (1972b).
- Wehner, R. und J. Ott: Ein Verrechnungsmechanismus beim Formensehen der Biene (*Apis mellifera*). Rev. Suisse Zool. 79, 843-860 (1972).
- Wehner, R. und E. Horn: The effect of object distance on pattern preference in the walking fly (*Drosophila melanogaster*). Experientia 31, 641-643 (1975).
- Wehner, R. und I. Flatt: Visual fixation in freely flying bees. Z. Naturforsch. 32c, 469-471 (1977).
- Wehner, R. und F. Rüber: Visual spatial memory in desert ants, *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera, Formicidae). Experientia 35, 1569-1571 (1979).
- Weizsäcker, E.V. von: Dressurversuche zum Formensehen der Bienen, insbesondere unter wechselnden Helligkeitsbedingungen. Z. vergl. Physiol. 69, 296-310 (1970).
- Wolf, E.: Das Heimkehrvermögen der Bienen. I. Z. vergl. Physiol. 3, 615-691 (1926).
- Wolf, E.: Das Heimkehrvermögen der Bienen. II. Z. vergl. Physiol. 6, 221-254 (1928).
- Wolf, E.: Das Verhalten der Bienen gegenüber flimmernden Feldern und bewegten Objekten. Z. vergl. Physiol. 20, 151-161 (1933).
- Wolf, E.: Der Einfluss von intermittierender Reizung auf die optischen Reaktionen von Insekten. Naturwissenschaften 23, 369-371 (1935).
- Zerrhahn, G.: Formdressur und Formunterscheidung bei der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. 20, 117-150 (1933).

CURRICULUM VITAE

- 23.2.1950 Geboren in Biberach an der Riss, Bundesrepublik Deutschland, als Tochter des Dr. Werner Maurer und seiner Gattin Ingeborg Maurer, geb. Knebel.
- 1956 - 1969 Besuch der Grundschule und des Gymnasiums in Biberach mit Abschluss durch das Abitur 1969.
- 1969 - 1971 Studium der Biologie und Chemie an der Universität Tübingen.
- 1971 / 1972 Fortsetzung des Studiums an der Phil. Fakultät der Universität Innsbruck.
- 1972 - 1973 Studium an der Phil. Fakultät II der Universität Zürich mit Schwerpunkt in Zoologie und Anthropologie.
- 1973 - 1975 Beendigung des Studiums an der Universität Tübingen. Staatsexamen in Biologie 1974, in Chemie 1975. Staatsexamensarbeit mit dem Thema "Spermiogenese bei Wild- und Sex-ratio Männchen von *Drosophila subobscura*", ausgeführt an der Universität Zürich unter der Leitung von Frau P.D. E.Jungen-Hauschtek. Anschliessend philosophische Studien in Stuttgart.
- 1975 - 1976 Bundesstipendiat an der Universität Zürich, Phil. Fakultät II. Experimentelle Arbeit mit der Wüstenameise *Cataglyphis bicolor*.
- seit 1977 Dissertation "Die visuelle Lokalisation der Honigbiene (*Apis mellifera*) anhand eines experimentell variierbaren Landmarkenpanoramas", ausgeführt unter der Leitung von Prof. Dr. R. Wehner.

Dozenten, deren Vorlesungen, Uebungen und Praktika besucht wurden:

- Tübingen und Stuttgart: D.Ammermann, F.Benesch, E.Bünning, D.Bunke, K.Drumm, R.Frieling, J.Gelinek, G.Glockenbring, K.G.Grell, C.Jöhnson, H.Krüger, E.Kulzer, K.Mägdefrau, K.Mörike, E.Müller, F.Oberwinkler, D.Oelkrug, E.Pracht, W.Rühdorff, W. Schweizer, B.Schwemmle, H.Stegmann, G. Weitzel, K.Zeller, K.Zetsche.
- Innsbruck: H.Gams, J.Gruher, K.Ilg, W.Larcher, M.Moser, H.Pitschmann, W.Wieser.
- Zürich: E.Batschelet, J.Biegert, C.D.K.Cook, B.Eller, H.Hediger, H.R.Hohl, E.Jungen-Hauschtek, St.Kubik, E.Kubli, H.Kummer, R.Nöthiger, P.Tardent, R.Wehner, V.Ziswiler.

